



TITLE:

食植性テントウムシ, コブオオニジ  
ュウヤホシテントウの個体群過程  
とその生活史戦略に関する研究(  
Dissertation\_全文)

AUTHOR(S):

大串, 隆之

---

CITATION:

大串, 隆之. 食植性テントウムシ, コブオオニジユウヤホシテントウの個  
体群過程とその生活史戦略に関する研究. 京都大学, 1983, 農学博士

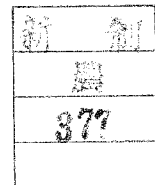
ISSUE DATE:

1983-11-24

URL:

<https://doi.org/10.14989/doctor.k3019>

RIGHT:



食植性テントウムシ、コブオオニジュウヤホシテントウの  
個体群過程とその生活史戦略に関する研究

1983

大 串 隆 之

食植性テントウムシ、コブオオニジュウヤホシテントウの  
個体群過程とその生活史戦略に関する研究

1983

大串 隆之

## 目 次

第 1 章.	序 論	1
	はじめに	1
	生活史の概要	7
	調査場所	8
	寄主植物	11
	調査方法	12
第 2 章.	成虫個体群パラメータからみた各個体群の特性	15
	はじめに	15
	方法	16
	結果	16
	1. 成虫個体群パラメータ	16
	2. 生息地の特性	34
	論議	38
第 3 章.	資源量の変動と個体群の動的平衡	41
	はじめに	41
	方法	43
	結果	44
	1. 生命表と個体群サイズの変動様式	44
	2. 寄主植物個体群の年次変化	49
	3. 食物資源と個体群の動的平衡	51
	論議	55



第4章.	生存過程と環境要因の季節性	59
	はじめに	59
	方法	60
	結果	61
	1. 個体群密度の発育ステージ別の変動様式	61
	2. 未成熟期の個体数の季節消長	63
	3. 生存過程に働く環境要因	68
	4. 環境要因の季節性	90
	論議	102
第5章.	繁殖戦略と個体数調節の機構	110
	はじめに	110
	方法	111
	結果	114
	1. 産卵様式の季節変化	114
	2. 繁殖戦略と産卵数の制御	123
	3. 産卵特性の個体群間の比較	140
	4. 食物資源量の変動と個体数調節	142
	論議	144
第6章.	成虫の移動分散活動と空間的にみた資源利用の様式	149
	はじめに	149
	方法	151
	結果	153
	1. 成虫の株間移動の特性	153

2. 繁殖成虫の移動分散行動と産卵場所 選択	165
---------------------------	-----

論議	176
----	-----

第7章. 総括	181
---------	-----

1. 個体群過程の基本構造と動態特性	181
--------------------	-----

2. 個体群の動的平衡とその基本メカニズム	182
-----------------------	-----

3. 繁殖戦略の適応的意義	186
---------------	-----

要約	192
----	-----

謝辞	201
----	-----

引用文献	203
------	-----

## 第1章 序論

### はじめに

1950年代後半から1960年代前半にかけて、動物生態学においては、自然個体群の維持存続という事実を解釈する上で密度依存的制御機構、すなわち自然制御による平衡という概念を重視するか否かについて、Nicholson (1954) に代表されるその重要性を主張する立場の研究者と、Andrewartha & Birch (1954) に代表されるその存在を否定する立場の研究者との間に激しい論争が行われた (Andrewartha & Birch 1954; Nicholson 1954, 1957; Lack 1954, 1966; Thompson 1956; Solomon 1957, 1964; Milne 1957, 1962; Richards 1961 など)。しかし、当時はまだ野外での個体群研究の黎明期であり、論争の活発さとは逆に自然個体群の実態に関する情報は断片的なものにすぎず、個体群動態の理解は著しく遅れていた。Richards (1961) はそれまでの個体群の自然制御に関する理論を総括し、次のように述べた。「これらの理論の多くは不確かで不十分な野外データにもとづく面が多く、20年あるいは30年後、野外個体群の実態に関する我々の理解が大きく進展した後、感情的にならずにこれらの理論の妥当性について検討することができるようだろう。」

この個体群の密度調節に関する論争に大いに刺激を受けて、1960年代以降、主に栽培植物や森林の害虫を対象にした野外個体群の調査があいついで行われ、

生命表を作製し死亡要因の作用を定量的に評価することにより、多くの種について個体群の変動主要因が明らかになった（たとえば、Podoler & Rogers 1975; Southwood 1975 参照）。しかし、このような野外の昆虫個体群動態に関する情報の多量の蓄積にもかかわらず、個体群論争の中心的課題であった個体群の動的平衡の概念の可否に関する検討は十分にはなされないうままであった。すなわち、自然制御による平衡の存在はさまざまな昆虫個体群について明らかにされてきたが、その過程に関しては、多くの研究が密度依存過程の存否を検討する段階にとどまっており、調節機構の具体的内容にまで言及した研究は今日に至るまでわずかであり（Klomp 1966; Kuno & Hokyo 1970; Way & Cammell 1971 など）、調節機構を構成する生物学的な因果関係を十分に明らかにした研究は皆無と言えてよい。

個体群の自然制御（動的平衡）は、個体群とそれに関与する環境要因との長い期間を通しての相互関係をもとに成立してきたシステムの基本的属性と考えられよう。このため、その本質的な理解には、個体群の制御機構を種の生活様式の問題としてとらえ、その適応的意義を長期的な視点から明らかにする必要がある。しかし、残念ながら、個体群の制御機構の解明には、技術的、労力的、さらに方法論的に多くの困難が伴うため、このような問題設定のもとに野外個体群に対して問題を解こうとした試みはほと

んもない。

本研究は、このような見地から食植性テントウムシの1種、コブオオニジュウヤホシテントウを材料にとりあげ、その自然個体群の制御の実態とその具体的過程を解明し、種の生活様式の中でのその意義を生態学的観点からとらえようとしたものである。

コブオオニジュウヤホシテントウ、Henosepilachna niponica (Lewis)\* は鞘翅目(Coleoptera) テントウムシ科(Coccinellidae)に属する年1化性の昆虫で、北海道南端部と本州の山間部に分布しており、成虫・幼虫ともにアサミ類のみを寄主植物として生活している。同じ Henosepilachna 属の近縁種には、ジャガイモやナスなどのナス科栽培植物を寄主とするニジュウヤホシテントウ、H. vigintioctopunctata (Fabricius) とオオニジュウヤホシテントウ、H. vigintioctomaculata (Motschulsky) の両種があり、これらは農業害虫として著名である。

この Henosepilachna 属のテントウムシの個体群動態に関して、特に生息場所の異質性と不連続性が個体数の変動に与える影響に注目した詳細な研究が、近年我が国であいついで行われた。その先駆的な試みは、

---

\* 最近 Katakura (1981) は従来のコブオオニジュウヤホシテントウ H. pustulosa (Kôno) を次の3種と、所属不明グループに分類整理した。1) H. pustulosa (Kôno): 北海道に分布し、4地方型(P-I, II, III, IV)を含む。アサミ食。2) H. niponica (Lewis): 北海道南端部と本州に分布し、3地方型(N-I, II, III)を含む。アサミ食。3) H. yasutomii (Katakura): 南関東から東海にかけて分布、ルイヨウボタン食。4) 所属不明、東京西郊型 ジャガイモ食。ハシリトコロ、ヤマアキノウ依存集団。

蔵ら (Iwao et al. 1963; Iwao 1971) のオオニジュウヤホシテントウ自然個体群を対象とした研究にみられる。彼らは、生息場所の構成要素としての寄主植物群と越冬場所のセットに基礎をおいた生息地の空間的な段階構造を明確に把握し、このような空間的に不均一な環境下での個体群動態の時間的・空間的特性を、成虫の個体識別マークを用いた調査によって明らかにしようとした。また、ニジュウヤホシテントウ自然個体群についても、同様の立場から、個体群動態の基本特性をとらえようとした中村の詳細な研究がある (中村 1976 a, b)。

一方、本種コブオオニジュウヤホシテントウの個体群動態については、すでに中村ら (Nakamura & Ohgushi 1979, 1981, in press; Nakamura 1980) の京大芦生演習林でのマーキング法を用いた詳細な研究がある。彼らは1974年春から1977年春まで、本調査地から西へ約15 km離れた京大芦生演習林内のフナ原生林でカガノアサミ、Cirsium kagamontanum (Nakai) を寄主とする地域個体群の調査を行い、以下の結論を得た。1) この個体群は低い増殖率 (越冬成虫数に対する新成虫数の割合) と高い越冬率 (羽化成虫数に対する翌春生存数の割合) によって特徴づけられている。2) 成虫個体群のレベルは寄主個体群の収容力よりもかなり低く、またその年次変動幅は小さく安定している。3) 年々の個体群のサイズは密度依存的に制御されており、その要因は繁殖期における成虫の密度依存的分散であると

推論される。このように、この一連の研究によって本種個体群の動態の基本的な特徴が明らかにされ、その自然制御の機構についても多くの示唆が得られたが、個体群制御過程の具体的内容や生活史上の意義について不明なまま残されている点が多い。

また、本種はこのような原生林に代表される安定な環境ばかりではなく、河川の下流域や畑地周辺などの人為的な攪乱が常に生じているより不安定な環境に至るまで、連続的に分布している。その意味で、Nakamura & Ohgushi (1981)も指摘するように、本種の個体群動態の理解において、特定の一生息地から得られた知見だけをもとに結論を一般化することには無理があり、多様な生息地でのいくつかの平行的な調査をもとにして個体群過程の基本構造を明らかにすることが重要である。

さらに本種自体は作物害虫ではないが、その個体群過程の一般的特性の解明は害虫である近縁種オオニジュウヤホシテントウ、ニジュウヤホシテントウとの比較を通して、害虫管理の見地からも興味深い知見をもたらすであろう。

以上のような現状を踏まえ、本研究において著者は、滋賀県の北西部を流れる安曇川水系約15 kmに沿って点在する、環境条件を異にするいくつかの地域個体群を対象としてマーキング法を用いた詳しい個体群調査を行った。本研究の主な目的はこの比較解析を通じて次の三つの問題に対して解答を与えるこ

とである。1)本種の個体群過程はどのような基本要素から成っているのか。2)個体群の制御が行われているとすればそれは何に対して、またどのような生物学的メカニズムによって行われているのか。3)この個体群制御のメカニズムには、種の生活様式上の特性としてどのような適応的意義を持っているのか。

本文第2章では、調査対象にした全ての地域個体群について、その動態の特性を比較した。すなわち、マーキング調査によって得られた地域別の成虫個体群に関するデータを Jolly-Seber 法によって整理し、下流から上流に至る各個体群の動態特性の概要ならびに生息地の特徴を比較した。第3章以降では、一連の地域個体群の特性の両極を代表する下流域(調査地A)と上流域(調査地F)の二つの個体群についてさらに詳しい分析と比較を行った。まず第3章では、本種の個体群の年次変動を、寄主植物であるアサミの個体群および生体量の変動様式と対比させながら、両者の相互関係を検討した。このような食物資源の量的評価は、従来の昆虫個体群の研究で特に遅れていた側面であるが、個体群制御の機構を明らかにする上で不可欠である。第4章では、個体群過程に働く環境要因とその作用様式を解析した。ここではとりわけ、温帯にすむ昆虫の生活様式を大きく規定する環境の季節性に注目しつつ分析を進めた。第5章では、繁殖過程を詳細に分析し、そこに作用する個体群安定化機構の具体的な内容について検討した。第



6章では、個体群制御と関連の深い成虫の移動分散行動の実態を分析し、特に繁殖成虫の移動行動を産卵場所選択を通しての空間的な資源利用の様式という観点からとらえた。最後に第7章では、それまでの結果をまとめるとともに、本種の個体群制御の基本メカニズムとして機能している一連の産卵戦略の内容を明らかにし、その適応的意義について考察した。

### 生活史の概要

調査地域においては、コブオオニジュウヤホシテントウは成虫・幼虫ともにもっぱらかがノアサミ、Cirsium kagamontanum (Nakai) の葉を摂食している。越冬は成虫で行い、越冬成虫はふつう4月下旬から5月上旬にかけて、越冬場所(アサミ群落付近の枯葉の下や土の空隙など)からアサミ株に飛来し、1-2週間経過してから産卵を開始する。雌成虫は通常10-40卵(平均20卵)から成る卵塊をアサミの葉裏に産みつける。産卵期間は5月上旬から7月下旬まで続き、時には8月中旬にまで及ぶこともある。卵は1-2週間で(フ)化し、4令を経た後アサミ葉上で蛹化する。幼虫、蛹期間はそれぞれ30-40日および7-10日である。新成虫は7月上旬から8月下旬にかけて羽化してくる。成虫は羽化後ほとんど移動せず、大部分の個体は羽化したアサミ群落にとどまり、11月上旬までには越冬に入る。

## 調査場所

調査地は滋賀県北西部の朽木村にある安曇川水系の流域約15 kmにわたって6ヶ所設定した(図1-1)。調査地域の標高は200-350 mで京大芦生演習林の東約15-20 kmに位置している。調査地域一帯は広くスギおよびヒノキの造林地であるが、山の斜面の上部や上流域ではミズナラ、トチノキ、サワグルミ、ホオノキなどの広葉樹の林が広がっている。朽木村の植生はその構成種から判断すると冷温帯林に属すると考えられる。表1-1に各調査地の標高、面積、植生の代表種などを示した。

入部谷(調査地A): ここは6ヶ所の調査地の中で最も下流にある。この調査地は1968年に造られた砂防ダム上の土砂の堆積地にあり、表層は比較的平らになっておりより開けている。このため、川岸はまだ十分固まっておらず、6月の梅雨や9月の台風などで生じる洪水により、時々流路の変更やアサミ株の水没あるいは流失が認められる。また植生は遷移の初期段階にとどまっており、主に一年性または多年性草本によって占められている。

大彦谷(調査地B): ここは幅20 m程度の比較的狭い谷にある。両側の斜面が急峻で川岸にせまっているため、日当たりが悪く寄主植物であるアサミの成育には通しておらず、他の調査地に比べて小さな株が多い(表1-2参照)。この調査地の川筋は、1975年に行われた林道工事の際に捨てられた土砂によって荒

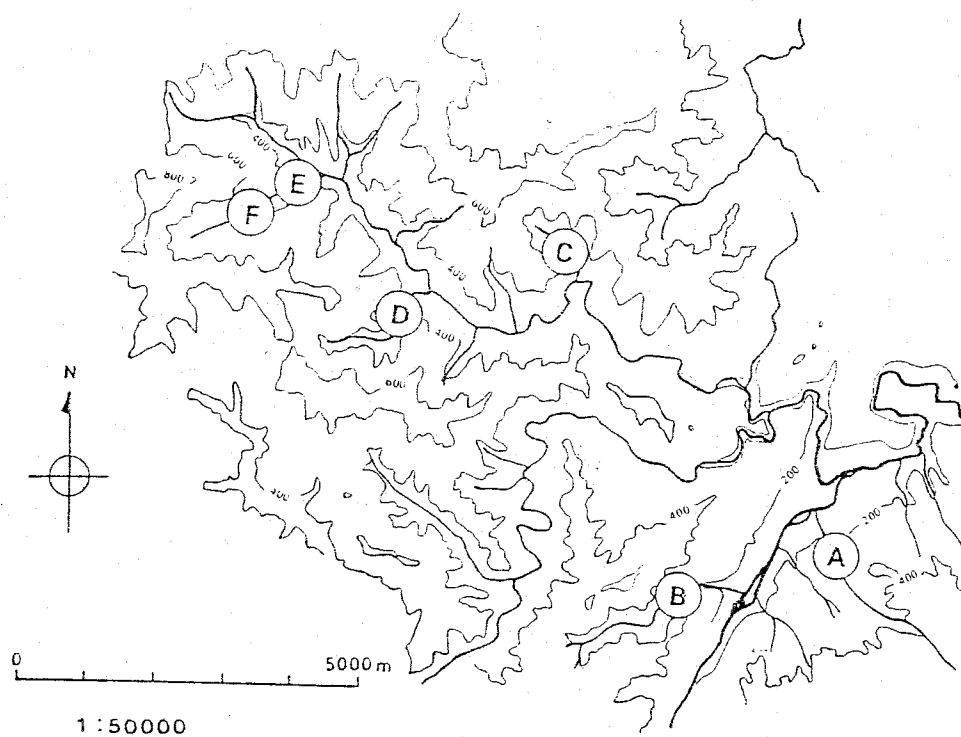


図1-1. 調査地の地図。円は各調査地の位置を示す。

表1-1. 各調査地の特徴 (標高・面積・植生など).

Site	Altitude	Area	Characteristic vegetation	Remarks
A	220 m	60x30 m	<u>Polygonum filiforme</u> , <u>P. thunbergii</u> , <u>Miscanthus sinensis</u> , <u>Rumex crispus</u> , <u>Geranium thunbergii</u>	dam built in 1968
B	250 m	320x30 m	<u>Polygonum filiforme</u> , <u>Achyranthes japonica</u> , <u>Viola grypoceras</u> , <u>Leucoscepttrum stellipilum</u> , <u>Deutzia crenata</u> , <u>Hydrangea paniculata</u>	forest road built in 1975
C	250 m	140x25 m	<u>Angelica pubescens</u> , <u>Plantago asiatica</u> , <u>Deutzia crenata</u> , <u>Rubus crataegifolius</u> , <u>Cercidiphyllum japonicum</u> , <u>Quercus mongolica</u>	dam built in 1967
D	280 m	90x20 m	<u>Carex sp.</u> , <u>Stachyurus praecox</u> , <u>Actinidia polygama</u> , <u>Quercus mongolica</u> , <u>Pterocarya rhoifolia</u> , <u>Corylus heterophylla</u> var. <u>thunbergii</u>	
E	350 m	30x30 m	<u>Polygonum cuspidatum</u> , <u>P. thunbergii</u> , <u>Deutzia crenata</u> , <u>Quercus mongolica</u> , <u>Q. salicina</u> , <u>Carpinus ischonokii</u> , <u>Cephalotaxus harringtonia</u> , <u>Menziesia ciliicalyx</u>	
F	350 m	90x15 m	<u>Impatiens textori</u> , <u>Polygonum thunbergii</u> , <u>Rubus palmatus</u> , <u>Quercus mongolica</u> , <u>Euonymus alatus</u> f. <u>striatus</u> , <u>Carpinus ischonokii</u> , <u>Pterocarya rhoifolia</u>	

れており、植生も主に草本類によって構成されている。

横谷(調査地C): この調査地は主に下流部と上流部の二つの異なる特徴を示す区域に分けられる。下流部は調査地Aと同様に、1967年に造られた砂防ダム上に開けた土砂の堆積地にあり、周囲はスギの造林地である。そのため日当りは悪く、さらに表層もまだ十分に固まっていなかったため、洪水がおこると多くの株が水没する。これに対して上流部ではより開けており、川岸も比較的堅固である。

熊谷(調査地D): ここは上記の調査地に比べより上流的であり、幅5m程度の溪流沿いにある。この調査地で見られるアサミはそのサイズが比較的大きく、また付近の植生も、ミズナラ、サワグルミ、クリ、オオバクロモジなどの落葉樹が主体である。

木地山(調査地E-F): これら2ヶ所の調査地は標高350m付近にあり、最も上流に位置している。調査地AやCに比べると川岸ははるかに堅固で、大規模な洪水を除くと、増水によるアサミ株の水没や流失などの被害は稀である。植生としては流域沿いに極相林に特徴的なミズナラ、ウラジロカシ、ハンバミなど幾種類かの落葉樹が認められる。調査地Eは1977年春の林道工事による土砂でかなりの部分が埋没した。

### 寄主植物

カガノアサミは山間部の溪流沿いに生え、しばし

は優占種となっている多年性草本であり、株が集まってさまざまな大きさの群落を形成しながら不連続に分布している。毎年4月中旬に出芽し、5-6月にかけて急速に葉を展開しながら成長する。その後の成長は緩慢で、8月中旬までには1.5-1.8mの高さに達する。この頃からつぼみを付け始め、順次開花する。開花時期は比較的長く、10月上旬まで及ぶこともある。一方、8月上旬より下部の古い葉から自然枯死が進行する。株の大きさはその場所での植生の遷移段階、日当たり、洪水などの影響を受けるため、調査地間あるいは年次間である程度の変異が認められた(表1-2)。

### 調査方法

#### a) 成虫のマーキング調査

各調査日ごとに、調査地内にある全てのアサミ株を注意深く調べ、そこで新たに発見された成虫には各数字に対応させた9色のラッカーを用いて翅鞘部に4点の個体識別のマークを施し、体長・性別・発見場所を記録した後ただちに捕獲した株に放した。その後の調査では、直接捕獲せずに、各株上にいる成虫の個体番号を確認した。このマーキングによると思われる生存率の低下や、繁殖あるいは分散行動の異常は全くみられなかった。

#### b) 卵・幼虫・蛹の調査

表1-2. 各調査地でのカガノアサミ個体群の特徴。

6月下旬における株あたり茎数と高さ(cm)。

Year	Site	No. of plants examined	No. of shoots per plant Mean±S.E.	Height (cm) Mean±S.E.
1976	A	18	6.4±0.8	115.4±4.3
	B	71	2.5±0.2	80.6±3.7
	C	84	3.0±0.3	106.4±3.8
	D	49	3.4±0.4	121.7±5.6
	E	39	5.3±0.7	112.6±5.0
	F	79	3.8±0.4	116.0±4.3
1977	A	24	5.5±0.9	106.3±8.3
	B	61	2.9±0.3	104.3±3.9
	C	74	3.6±0.4	121.9±4.1
	D	47	4.6±0.5	136.9±6.2
	F	75	5.4±0.6	125.1±4.4
1978	A	24	7.8±1.3	95.9±5.9
	F	76	4.9±0.6	109.6±4.3
1979	A	33	8.7±1.2	99.1±5.3
	F	74	4.2±0.5	88.0±4.0
1980	A	35	9.1±1.5	111.1±6.2
	F	53	3.1±0.5	84.2±4.6

各調査日における卵・4令幼虫・蛹・蛹の脱皮殻の数については、成虫同様各株ごとに調べた。新たに見つかった卵塊にはラベルを付け、その後の調査ごとにフ化数と要因別の死亡数を書き入れた。4令幼虫については、2種の寄生蜂(Pediobius faveolatus (Crowford) と Watanabeia afissae (Watanabe)) による死亡数も直接数えた。

### C) 調査期間と調査間隔

上記の調査は、1976年から1980年までの5年間、毎年5月上旬から11月上旬までの調査期間を通して1-3日おきに実施した。特に1978年以降の繁殖期(5月上旬-7月下旬)には、AとFについては原則として毎日行った。



## 第2章 成虫個体群パラメータからみた 各個体群の特性

### はじめに

野外における昆虫個体群は、各々の生息地において、時間的・空間的に変動する環境要因との間に密接な対応関係を保ちつつ存続している。このため、その動態特性は個体群過程を通して、その生息環境を特徴づける規則的、あるいは不規則的な外的要因の変化に大きく依存していると考えられる。その結果、同一種の個体群でも常に同様な動態特性を示すとは限らず、個体群密度のレベルや年次変動を決定する要因などの特性について、地域個体群間で種々の変異が認められている（たとえば、Dempster 1971; Whittaker 1971; Baltensweiler et al. 1977; Gilbert 1980; Randall 1982）。しかしながら従来の昆虫個体群研究の多くは単一の個体群またはその一部分だけを対象としたものであり、特定の生息環境下での個体群動態の解明の域を越えて分布域内の多様な生息地の系列上における種の個体群動態の全体像の把握にまで発展した研究はほとんどない。

前述のように本種もまた、原生林に代表される安定な環境から河川の下流域や畑地の周辺部など、人為的な攪乱が常に生じているより不安定な環境に至るまで、広範囲に分布している。したがって、本種個体群の基本構造を明らかにし、動態特性を統一的

にとらえる上で、このような一連の生息地で平行的に調査することの意義はきわめて大きいと考えられる。

本章では、滋賀県の北西部を流れる安曇川の流域に点在するいくつかの地域個体群について、その生活史パターンと成虫個体群の動態を概観し、それぞれの動態特性を生息環境の安定性という観点から比較考察する。

## 方法

成虫のマーキング調査の方法については既に述べた。この調査で得られた成虫のデータから、Jolly (1965) と Seber (1973) による方法を用いて、成虫個体数や生存率などの各個体群パラメータを推定した。

## 結果

### 1. 成虫個体群パラメータ

本調査を通してのマーク個体数を表 2-1 に示した。調査期間を通して、マーク個体率（各調査時点での推定個体数に対するマーク個体数の割合）は非常に高く、毎年調査開始後 2 週間以内には 90% 以上に達する。また各個体の発見率（推定個体数に対する発見個体数の割合）もほぼ 70% 以上と高く、かつ安定していた。このため、Jolly-Seber 法によって得られた各成虫個体群パラメータの推定値の精度は非常に

表2-1. 各調査地でマークした成虫個体数と性比

Year	Site	Overwintered adult				Newly-emerged adult					
		Male	Female	Unknown	Total	% Female	Male	Female	Unknown	Total	% Female
1976	A	46	42	0	88	47.7	212	196	0	408	48.0
	B	18	51	0	69	73.9	63	143	0	206	69.4
	C	34	62	0	96	64.6	94	120	0	214	56.1
	D	52	132	0	184	71.7	106	231	2	339	68.1
	E	63	87	0	150	58.0	73	110	1	184	59.8
	F	62	153	0	215	71.2	80	128	2	210	61.0
1977	A	75	87	7	169	51.5	468	584	2	1054	55.4
	B	47	92	3	142	64.8	60	137	0	197	69.5
	C	49	76	3	128	59.4	299	324	1	624	51.9
	D	91	223	8	322	69.3	314	462	1	777	59.5
	F	96	215	9	320	67.2	257	337	2	596	56.5
1978	A	122	172	3	297	57.9	265	371	0	636	58.3
	F	238	398	7	643	61.9	202	265	0	467	56.7
1979	A	25	57	1	83	68.7	366	427	0	793	53.8
	F	222	375	3	600	62.5	35	56	0	91	61.5
1980	A	67	119	1	187	63.6	980	1273	1	2254	56.5
	F	29	53	2	84	63.1	139	142	0	281	50.5

高いものである。

#### a) 個体数の季節消長

各調査地での成虫個体数の季節消長を図2-1a-eに示した。同じ調査地での年次による季節的パターンの違いはみられなかったが、調査地間で比較すると、下流から上流にかけて、成虫の季節消長のパターンについて以下の事実が明らかになった。越冬成虫の寿命は、上流の生息地の方が下流域に比べてより長い。たとえば、調査地Aでは、大部分の成虫が7月下旬までに死亡しているのに対し、上流の調査地Fでは、9月中旬以降まで生存している個体もいる。さらに上流の調査地では、2回越冬を行い2年目の繁殖期まで生存する個体が観察されたが、下流部の調査地Aでは、調査期間を通し、そのような個体は認められなかった。第二に、新成虫の羽化は下流域で早く、7月上旬に始まり、個体数はその後急速に増加して、7月下旬にはピークに達する。これに対し、上流域では羽化が遅れ、7月下旬に始まり、羽化成虫の個体数増加はより緩慢で、8月下旬頃ピークに達する。たとえば調査地Aでの成虫羽化の50%達成日は、1976年から1980年までの5年間を通じ、7月19日-25日であったのに対し、調査地Fでは7月31日-8月13日であった。

#### b) 日あたり生存率

本調査では、成虫の移出と死亡が区別されていな

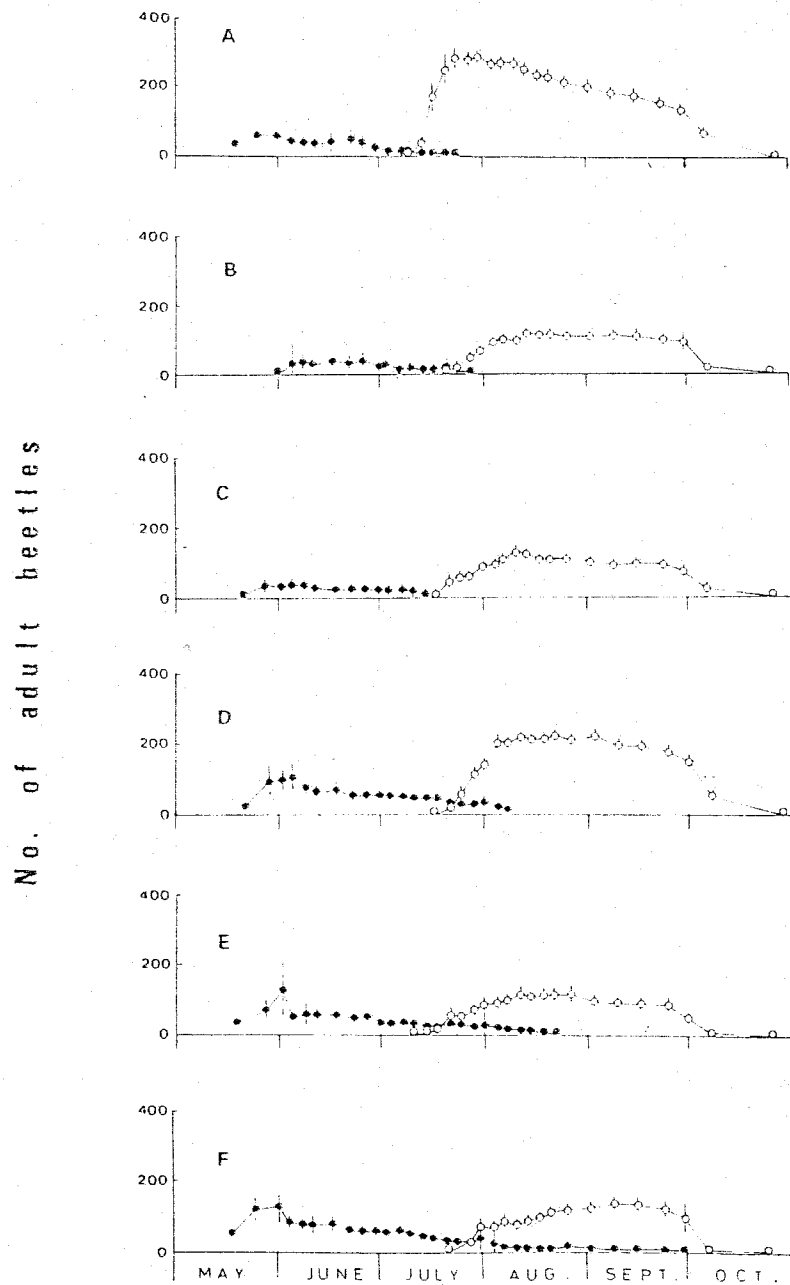


図2-1a. Jolly-Seber法で推定した各調査地での越冬成虫(—●—)と新成虫(---○---)個体数の季節消長(1976)。縦線は95%信頼限界を示す。

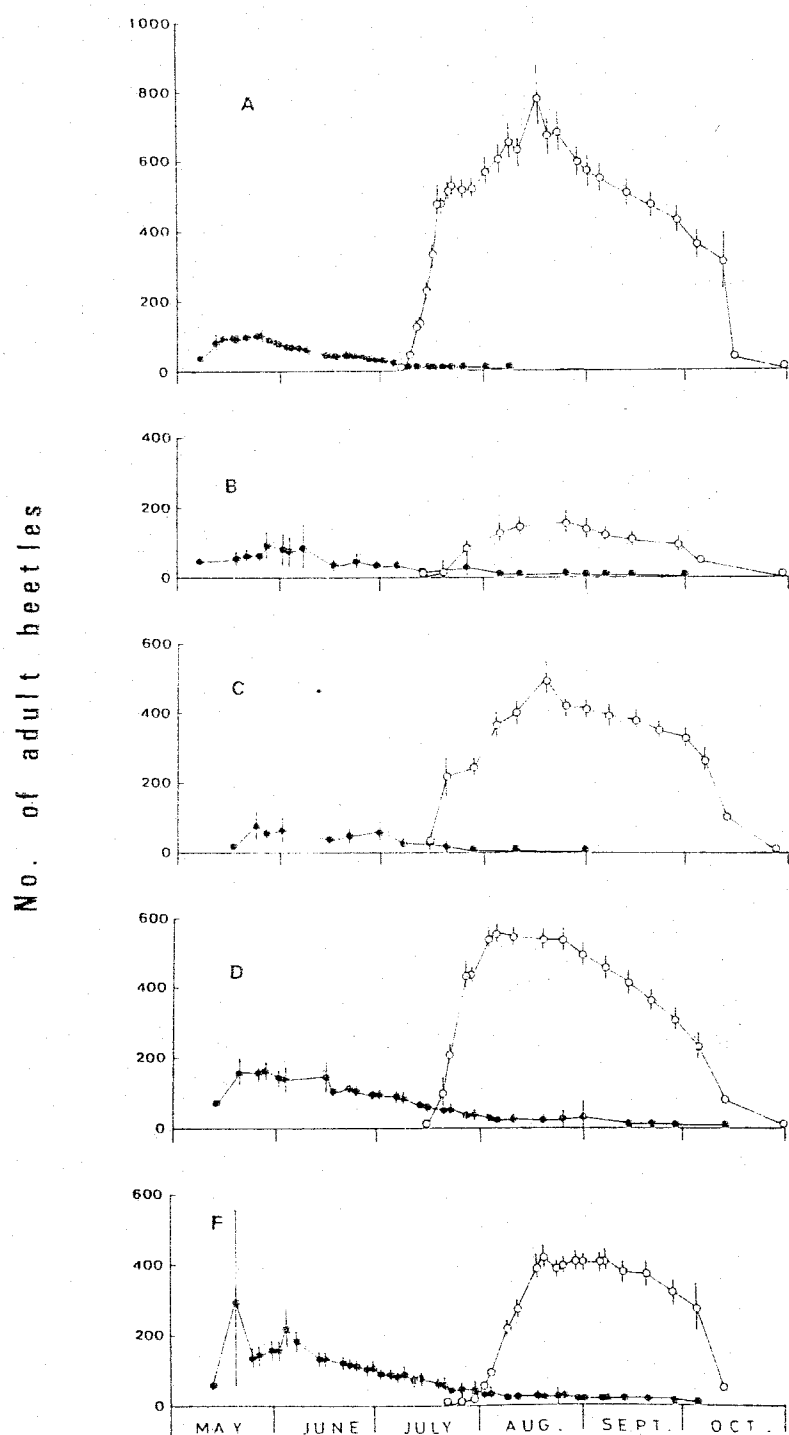


図2-1b. Jolly-Seber法で推定した各調査地での越冬成虫(—●—)と新成虫(---○---)個体数の季節消長(1977年)。

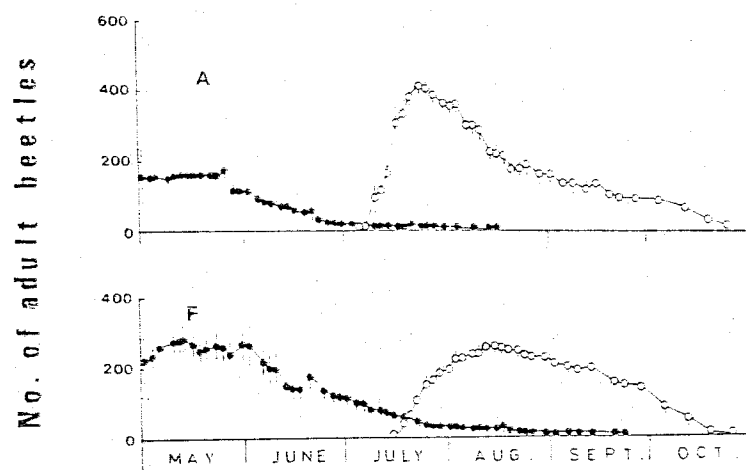


図2-1c. Jolly-Seber法で推定した各調査地  
での越冬成虫(—●—)と新成虫(—○—)  
個体数の季節消長(1978年)。

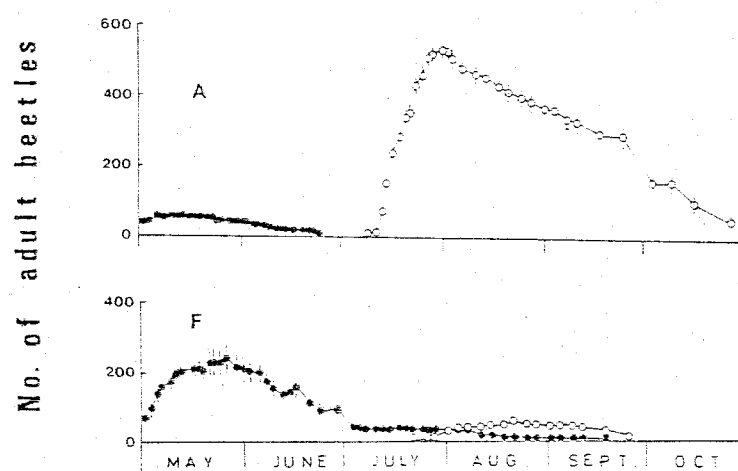


図2-1d. Jolly-Seber法で推定した各調査地  
での越冬成虫(—●—)と新成虫(---○---)  
個体数の季節消長(1979年)。



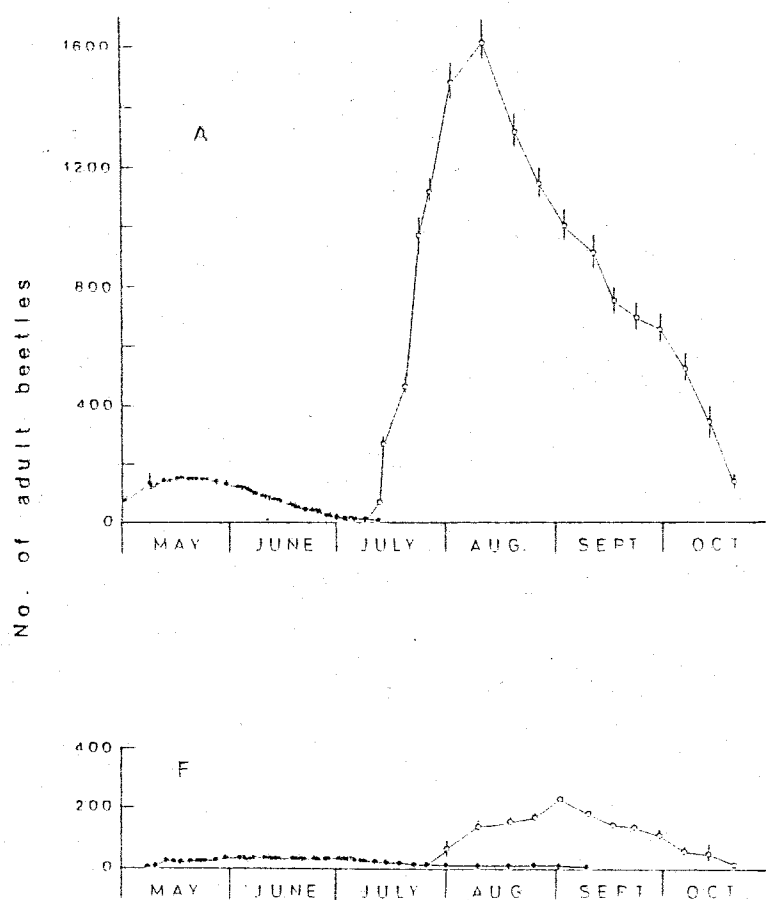


図2-1e. Jolly-Seber法で推定した各調査地  
での越冬成虫(---)と新成虫(-o-)  
個体数の季節消長(1980年)。

いので、ここで扱う“生存”とは調査地内での“滞在”を意味している。しかし、新成虫の分散能力は極端に低いので、越冬前期間での調査地外への移出はほとんどおこらないと考えられる（第6章参照）。調査期間を通しての平均日あたり生存率は高く、越冬成虫で0.92以上、新成虫はこれよりもさらに高く0.96以上であった。新成虫よりも越冬成虫の生存率が低い原因は、越冬成虫のより活発な分散行動による移出個体の増加と、繁殖活動に伴う生理的なストレスによるものと思われる。一方、性別や調査地間で、平均日あたり生存率の明らかな差は認められなかった。しかし、後に示すように、下流域と上流域とでは、越冬成虫の生存率の季節変化のパターンが異なっており、これが兩個体群でみられた越冬成虫の寿命の差の原因であることが判明した（図4-10参照）。

### C) 加入個体数

Jolly-Seber法による加入数の推定値( $\hat{B}_i$ ) (第*i*回目と*i*+1回目の調査日の間に加入し、かつ*i*+1回目の調査日に生存していた個体数)は、この間に死亡と移出がおこる限り過小評価になる。そこで全加入数は、調査日間の死亡と移出の効果を考慮した井上(1979)の、次に述べる方法によって推定した。

今、 $\phi_i$ を*i*回目の調査日で生存していた個体が、*i*+1回目の調査の時点でも生存している確率、 $N_i$ を*i*回目の調査日に生存していた個体数とし、さらに

$\phi_i$  の関数  $F_i$ ,  $G_i$ ,  $H_i$  を次のように定義する。

$$F_i(\phi_i) = \frac{\log \phi_i}{1 - \phi_i} \quad (2-1)$$

$$G_i(\phi_i) = \phi_i F_i = \frac{\phi_i \log \phi_i}{1 - \phi_i} \quad (2-2)$$

$$H_i(\phi_i) = G_i - F_{i-1} = \frac{\phi_i \log \phi_i}{1 - \phi_i} - \frac{\log \phi_{i-1}}{1 - \phi_{i-1}} \quad (2-3)$$

すると全加入数の推定値  $\hat{T}$  は、 $\phi_i \neq 1$  のとき、次式

$$\hat{T} = \hat{G}_1 N_1 + \sum_{i=2}^{L-1} \hat{H}_i \hat{N}_i - \hat{F}_{L-1} \hat{N}_L \quad (2-4)$$

から求められる。 $\phi_i = 1$  の時は  $F_i = G_i = -1$  とおき、(1-4) 式に代入すればよい。

また、この  $\hat{T}$  のバリエーションは、

$$\begin{aligned} \text{Var}(\hat{T}) = & \text{Var}(G_1) \cdot \text{Var}(N_1) + \text{Var}(G_1) \cdot \hat{N}_1^2 + \text{Var}(N_1) \cdot \hat{G}_1^2 \\ & + \sum_{i=2}^{L-1} \{ \text{Var}(H_i) \cdot \text{Var}(N_i) + \text{Var}(H_i) \cdot \hat{N}_i^2 + \text{Var}(N_i) \cdot \hat{H}_i^2 \} \\ & + \text{Var}(F_{L-1}) \cdot \text{Var}(N_L) + \text{Var}(F_{L-1}) \cdot \hat{N}_L^2 + \text{Var}(N_L) \cdot \hat{F}_{L-1}^2 \end{aligned} \quad (2-5)$$

から求められる。

この推定法による越冬成虫および新成虫の全加入数 ( $\hat{N}$ ) を表 2-2 に示した。この結果から、越冬成虫では調査期間に加入した総個体数のほぼ 70% 以上、新成虫ではほぼ 85% 以上の個体が捕獲され、マークされていることがわかった。この推定加入数には、連続する調査日の間に加入し、その間に消失した個体も含まれるので、各調査時点に存在していた個体の大部分が個体識別のマークを施されたと考えられる。

#### d) 性比

Jolly-Seber 法による推定個体数から得た性比 (雌/(雌+雄)) を表 2-2 に、マーク個体数から直接推定した性比を表 2-1 に示した。調査地 A、C、E では、越冬成虫・新成虫ともに、他の調査地よりも性比が低くなる傾向が認められた。また多くの調査地では、新成虫よりも越冬後の繁殖成虫の性比が高くなる傾向も認められた。この越冬後の性比の上昇は、成虫羽化から翌春の越冬あけまでの死亡要因が、雌に対してよりも雄成虫により強く作用することを示唆している。

#### e) 増殖率と新成虫生存率

図 2-2 には、Jolly-Seber 法による推定個体数から得た、各調査地での成虫羽化までの増殖率 (越冬成虫数に対する新成虫数の割合) を、下流から上流へ

表2-2. Jolly-Seber法によって得た各成虫個体群パラメータの推定値。

$\phi_m$ , 平均日あたり生存率;  $\hat{T}$ , 加入個体数;  $R$ , 越冬成虫から成虫羽化までの増殖率。

Year	Site	Sex	Overwintered adult			Newly-emerged adult						
			$\hat{\phi}_m$	$\hat{T}$	% Female	$\hat{\phi}_m$	$\hat{T}$	% Female	R			
1976	A	male	.952	51.9	104.7	50.4	.976	249.0	474.5	47.5	4.5	
		female	.943	52.8			.978	225.5				
	B	male	.920	26.7	107.0	75.0	.981	67.8	233.9	71.0	2.2	
		female	.938	80.3			.984	166.1				
	C	male	.945	35.4	114.7	69.1	.962	108.0	242.4	55.4	2.1	
		female	.918	79.3			.973	134.4				
	D	male	.946	58.7	238.5	75.4	.981	120.2	377.2	68.1	1.6	
		female	.955	179.8			.980	257.0				
	E	male	.944	89.9	205.8	56.3	.974	95.8	221.7	56.8	1.1	
		female	.945	115.9			.975	125.9				
	F	male	.953	67.4	269.3	75.0	.966	108.7	260.9	58.3	1.0	
		female	.958	201.9			.978	152.2				
1977	A	male	.943	89.4	183.0	51.1	.981	522.9	1180.8	55.7	6.5	
		female	.944	93.6			.980	657.9				
	B	male	.948	60.5	204.5	70.4	.983	70.9	241.4	70.6	1.2	
		female	.951	144.0			.972	170.5				
	C	male	.925	89.8	197.9	54.6	.985	337.0	704.7	52.2	3.6	
		female	.928	108.1			.989	367.7				
	D	male	.945	114.7	419.8	72.7	.978	345.9	849.5	59.3	2.0	
		female	.962	305.1			.985	503.6				
	F	male	.941	130.4	434.2	70.0	.982	275.1	670.7	59.0	1.5	
		female	.959	303.8			.983	395.6				
	1978	A	male	.944	152.1	362.1	58.0	.960	302.2	777.2	61.1	2.1
			female	.944	210.0			.964	475.0			
F		male	.964	298.3	811.5	63.2	.972	221.5	525.2	57.8	0.6	
		female	.951	513.2			.971	303.7				
1979	A	male	.963	30.8	92.5	66.7	.974	401.6	855.9	53.1	9.3	
		female	.963	61.7			.982	454.3				
	F	male	.952	278.3	789.3	64.7	.963	39.5	105.1	62.4	0.1	
		female	.944	511.0			.976	65.6				
1980	A	male	.940	75.5	199.6	62.2	.971	1151.2	2612.3	55.9	13.1	
		female	.941	124.1			.968	1461.1				
	F	male	.928	37.6	114.2	67.1	.945	167.3	319.3	47.6	2.8	
		female	.952	76.6			.965	152.0				

の順に示した。この図から、明らかに増殖率は下流から上流へと行くにつれ低下することがわかる。たとえば、調査地 A での増殖率の変動幅は、5 年間に 2.2 - 13.1 (平均 7.1) であったのに対し、調査地 F では 0.1 - 2.8 (平均 1.2) であった。この両調査地の間に位置する他の調査地では、増殖率の値はこれらのほぼ中間を示した。調査地 F での 1979 年の異常な低下は、この年の 6 月におこった大規模な洪水によるものである。調査地 A でもやはりこの洪水によってアサミの木没や流失がみられたが、例年に比べ越冬成虫数が少なく、さらに洪水による幼虫密度の低下で種内競争が緩和されたことにより、増殖率に対する影響はほとんどみられなかった。

新成虫の羽化から越冬後の繁殖期までの生存率は、翌春発見されたマーク個体数を新成虫の全マーク個体数で割ることにより推定した。既に表示したように、羽化成虫の大部分がマークされており、調査地外での調査も広範囲にわたって定期的に行っているので、越冬したマーク個体の大部分が再捕獲されているものと考えられる。また、新成虫の分散能力は極端に低く、越冬に入るまで羽化したアサミのパッチに留まっており、調査地外への移出はほとんどおこらない。したがって、マーク個体をもとにした羽化から翌春までの生存率の推定値は信頼度のかなり高いものである。各地域個体群の生存率の推定値を性別に図 2-3 に示した。この図から、増殖率とは逆に、生

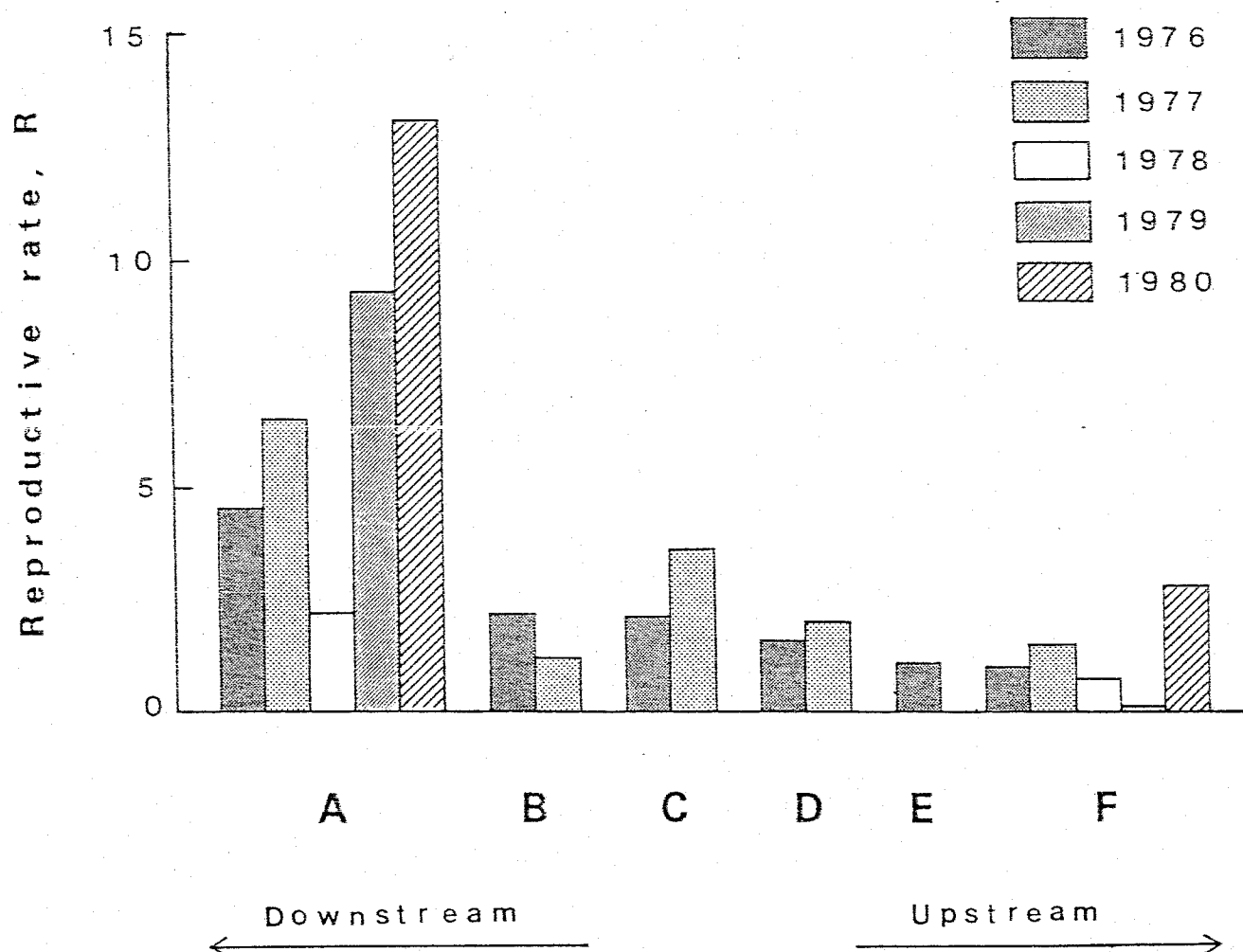


図2-2. 各調査地での越冬成虫から新成虫羽化までの増殖率  
(新成虫羽化数 / 越冬成虫数)。

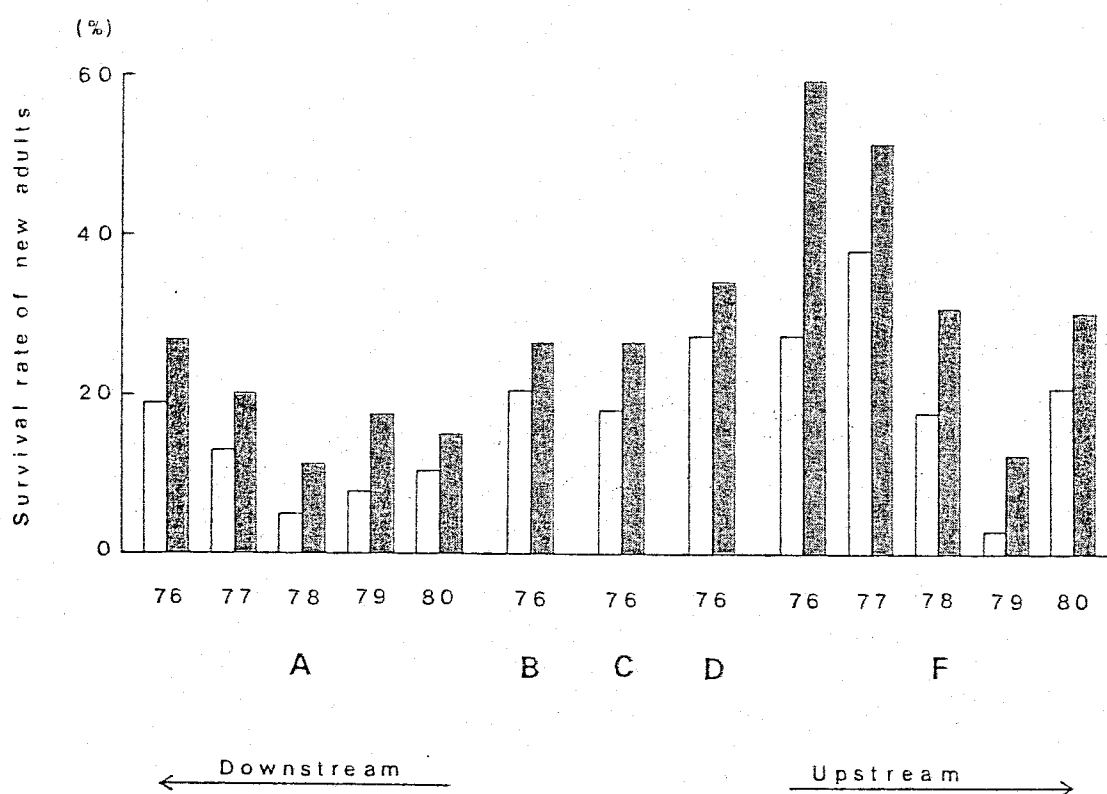


図2-3. 各調査地での成虫羽化から翌春(繁殖期)までの新成虫生存率(越冬後マーク個体数 / 新成虫マーク個体数)。白・黒の棒グラフはそれぞれ雄成虫・雌成虫をあらわす。



存率の値は下流から上流にかけて高くなる傾向が認められる。1979年の推定値が低いのは、この年の秋に来襲した二度にわたる台風による大規模な洪水のためである。また、調査期間を通して、雌成虫の生存率は雄成虫に比べて明らかに高い。この現象は既に示した性比の越冬前後の変化からも示唆されたことである。このように、個体群の動態を規定する増殖率と新成虫の生存率が、個体群の生活史パターン同様、下流から上流にかけて、それぞれの一定の傾向をもって変化している事実が判明した。

Nakamura & Ohgushi (1979) は芦生の個体群において、羽化後2年にわたって生存する個体の存在を報告している。同様な現象が本研究においても認められた(表2-3)。2回越冬個体の存在は、調査期間を通して、下流域では認められなかったが、上流域ではほぼ毎年確認された。新羽化成虫数に対するこのような2回越冬個体の割合は、5%以下と少ないものであったが、繁殖末期まで生存した個体に対する割合はかなり高くなる(第5章参照)。

#### f) 成虫個体群密度の年次変動

成虫個体群の安定性を評価するために、下流の調査地Aと上流の調査地Fでの繁殖成虫密度の5年間にわたる年次変動の大きさを調べた(表2-4)。5年間の個体群密度の変動幅(最高/最低比)は下流の調査地Aで5.5倍、上流の調査地Fで4.1倍であった。

表2-3. 羽化後2年にわたって生存した成虫の個体数 および新成虫  
羽化数に対するその割合。

Year	Site	No. marked in the 1st year	No. recaptured in the 3rd year	% overwintered twice
1975-77*	A	88	0	0.0
	B	69	0	0.0
	C	96	3	3.1
	D	184	4	2.2
	F	215	7	3.3
1976-78	A	408	0	0.0
	F	210	9	4.3
1977-79	A	1054	0	0.0
	F	596	6	1.0
1978-80	A	636	0	0.0
	F	467	0	0.0

\* 1976年の春にマークした個体数(本文参照)。

表2-4. 調査地A(最下流部)と調査地F(最上流部)における  
越冬成虫密度(アサミ100基あたりの個体数)の5年間の  
年次変動,

Year	Population density (adult beetles per 100 shoots)	
	Site A	Site F
1976	118.0	86.5
1977	124.5	116.0
1978	202.2	245.3
1979	37.1	285.9
1980	62.9	70.4

調査地Fでの1980年の密度の低下は、既に述べた洪水によるもので、この年を除くと変動幅は3.3倍であった。このことから、この調査期間では、繁殖成虫密度に関して上流の調査地の個体群の方が、より安定していたとみなすことができる。

## 2. 生息地の特性

これまでの解析で、個体群の生活史パターンおよび動態の特性に関し、下流から上流に至る各地域個体群間で距離的には近いにもかかわらず、種々の変異が認められた。また、これらの変異は下流から上流にかけて、それぞれ一定の傾向を示していることが明らかになった。そこで次に、各生息地の環境条件の安定性について、寄主植物群落の変動の大きさと、植生の種構成という二点から考えてみよう。

### a) 寄主植物群落の年次間の変動

カガノアサミの各株について、年次間の安定性を調べるために、株の新生率（全株数に対するその年新たに出現した株数の割合）と消失率（前年の全株数に対する翌年の消失株数の割合）を図2-4に示した。この図から、下流の生息地でのアサミ群落は、上流部に比べ、毎年より大きな変化をしていることがわかる。調査地Aはダム上のまだ十分固まっていない比較的新しい生息地にある。そのため、毎年新しい株が出現するが、しばしば洪水による株の消失も認められる。また、ラントラムシの個体群密度が

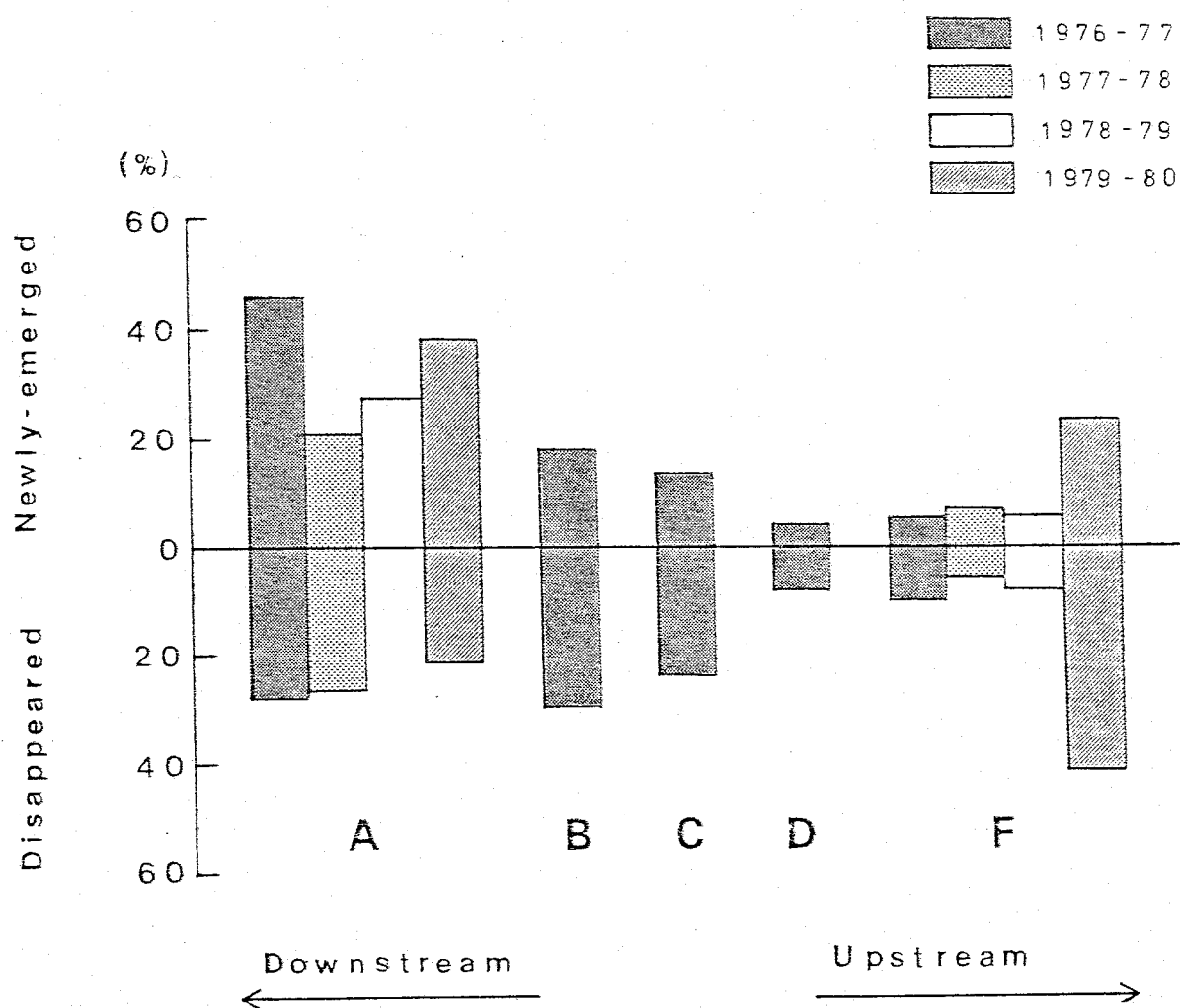


図2-4. 各調査地でのアサミ株の新生率(上)と消失率(下)。

新生率: 新たに出現した株数 / その年の全株数;

消失率: 前年の株のうち消失した数 / 前年の全株数。

高いので、著しく被害を受けた株は、翌年矮小化する傾向がみられた。これに対して、上流の調査地Fでは川岸も固まっており、株数の変動はより小さくなっている。しかし、1979年の大規模な洪水（6月末に1回と9月中旬に2回）は、川岸近くのアサミに大きな被害をもたらした。それにもかかわらず、翌年までに新たな株が出現したことにより、洪水による株の大幅な減少は緩和された。この事実は、大規模な攪乱作用に対するアサミ個体群の大きな復元力を示している。このような年を除けば、上流域では比較的長期にわたりアサミの株数は安定しており、また、その空間分布についても大きな変化はないものと考えられる。

#### b) 植生の種構成

各調査地での植生の特徴を調べるために、川岸から10m以内の地域でみられた草本、木本類の全種類を記録し、それらを草本、崩壊地やカレ場などのやや不安定な場所に成育する木本、および極相林などの安定した環境に特徴的な木本の三つに分類した。本調査地での代表的な草本は、川岸において比較的優占種である、ミズヒキソウ、ミゾソバ、ススキ、オオバコなどであった。また、不安定な環境を好む樹種としては、ウツギ、ノリウツギ、アカメカシワ、ヌルデなどがみられ、一方安定な環境を好む樹種には、ミズナラ、ウラジロガシ、イヌシデ、ハシバミ

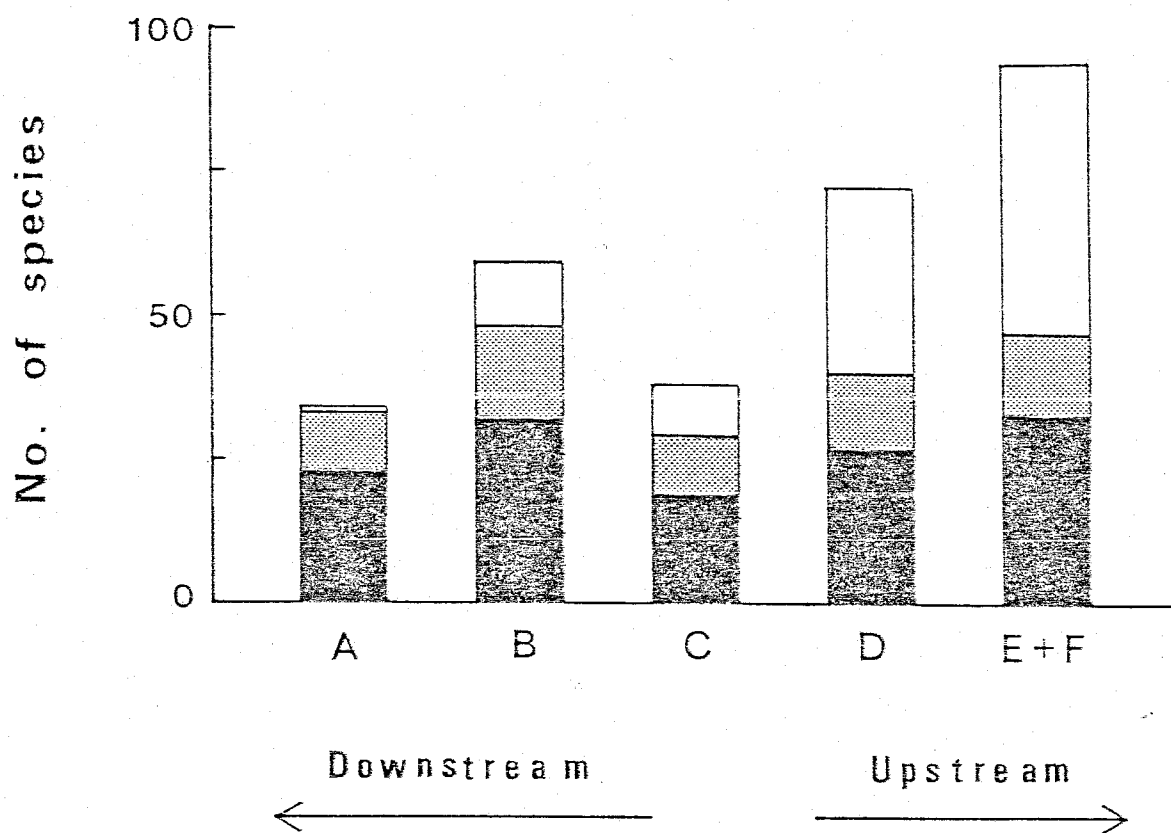


図2-5. 各調査地における植生の種構成。(■), 草本;  
(▨), 不安定な環境に特徴的な木本; (□),  
安定な環境に特徴的な木本。

などが認められた。各調査地での植生の種構成を図2-5に示した。植生を構成している種類数は、下流から上流にかけて明らかに増加している。上流部でのより高い多様度は、安定な環境に特徴的な木本類の増加によるものであり、調査地の大きさには依存していない（表1-1参照）。たとえば、調査地Aでは安定な環境でみられる樹種はケンボナシただ1種であったのに対し、上流の調査地Fではミススラ、ウラジロガシなどを含め47種類も認められた。

結局、下流域は食草群落の変動性が大きく、また、植生の多様度には乏しく、構成種の大部分が不安定な環境に特徴的な草本や木本類であった。これらの事実から、下流域は上流域に比べてより不安定な生息地であると考えられる。

### 論議

近年、種の適応戦略に対する、生息地の時間的・空間的な安定性および予測性の重要性が強調されている（Wilbur et al. 1974; Southwood et al. 1974; Southwood 1977; Horn 1978）。それにもかかわらず、これまで野外における昆虫個体群の動態特性に対する生息地の安定性の意義を明らかにした研究は少ない。ここで示された結果は、個体群の動態特性と生息地の安定性との関係について、重要な示唆を与えるものである。

成虫個体群パラメータの解析により、距離的には近いにもかかわらず、各地域個体群の生活史パター



ンや個体群動態の特性、さらに生息地の安定性に関する特徴が、下流から上流にかけてそれぞれ一貫した傾向変動を示していることが明らかになった。まず第一に、個体群動態の基本パラメータについてみると、越冬成虫から新成虫への増殖率は下流の調査地の方が上流域よりも常に高い値を示したのに対し、羽化から翌春までの新成虫生存率は逆に下流の調査地の方が低くなる傾向を示した。また、繁殖期の成虫個体群密度は、下流の調査地の方が上流域に比べてより大きな年次変動を示した。第二に、生活史パターンにも個体群間に顕著な変異が認められた。下流域での越冬成虫の寿命は短く、7月下旬までには大部分の個体が死亡する。一方新成虫の羽化は7月上旬に始まり、その後個体数が急速に増加し、7月下旬にはピークに達する。これに対し、上流域では越冬成虫の寿命は長く、羽化後2年にわたって生存する個体も認められた。また、新成虫の羽化は7月下旬に始まり、個体数の増加は徐々におこり8月下旬頃ピークに達する。第三に、生息地の安定性に関する特性にもまた明瞭な差異が認められた。上流の調査地では下流域に比べ、アザミ群落の時間的・空間的な変動は小さく、寄主植物個体群はより安定していた。さらに生息地の植生を構成する種の多様度は高く、極相林に特徴的な樹種が多くみられた。

Nakamura & Ohgushi (1979)は調査地下から15km西にある芦生演習林内の地域個体群の調査を行った。芦

生の個体群では、1974年から1976年の3年間を通して、増殖率は低く(0.85-2.07)羽化から翌春までの新成虫生存率は高かった(55%以上)。個体群の生活史パターンについてみると、越冬成虫の寿命は長く、かなりの個体が9月中旬以降まで生存しており、2回越冬個体も認められている。また、新成虫の羽化開始は8月上旬と遅く、個体数の増加は緩慢で9月上旬にピークに達する。さらにこの生息地は極相林の内部にあり、アサミ群落の年次変動も非常に小さいものと思われる。芦生の個体群および生息地に関するこのような特徴は、本研究における上流域の安定個体群の特徴とよく一致している。事実、芦生における個体群の年次変動は小さく、越冬成虫の個体群サイズの変動幅は3年間にわずか1.5倍であった。

以上の結果を総合すると、各地域個体群の動態特性は、基本的には食物資源としての寄主植物個体群の変動性、季節的に作用する環境要因、および生活史パターンの特性の相互関係によって規定されていると考えられる。このような相互関係が、本種の個体群過程において具体的にどのような役割を果たしているかについては、次章以降で詳しく分析していくことにしたい。

### 第3章 資源量の変動と個体群の 動的平衡

はじめに

内田(1967)は、序論でふれた個体群の自然制御の解説をめぐる論争と関連して、それまでの個体群動態に関する諸説における飽和密度のとらえ方を総括し、次のように述べた。「野外の個体群が飽和密度に達しているか?」という設問に対して、私たちははっきりした返事をすることはできません。動物生態学上で二つの大きい相反する流れとなっている Nicholson と Andrewartha の見解の違いは、一重にこの点にあるかと思われます。」つまり、野外において個体群が環境収容力 (carrying capacity) あるいは必要資源 (resource) に対して、実質的に平衡状態 (equilibrium state) にあるかどうかについての検討が、個体群生態学の中心的課題である個体群の自然調節の本質を究明するためには不可欠なのである。しかし、彼の指摘後十数年を経た今日に至るまで、このような問題設定をもとにした野外での昆虫個体群研究はみられない。

この個体群の資源に対する飽和度の概念は、また MacArthur & Wilson (1967) が提唱した  $r$ -、 $K$ -選択にもとづく生活史の進化の考え方の基本的前提にもなっている。彼らは島への種の住みつき過程における自然選択の様式を理論的に考察し、初期の資源に対する密度が非常に低く、個体群成長が何ら制限を受け

ない場合には $r$ -選択が強く働き、その後利用可能な生息場所の大部分が占有され資源に対して平衡状態に近くなると $K$ -選択が強く働くことを演繹的に導いた。Pianka (1970)は $r$ -戦略の代表としての昆虫と $K$ -戦略の代表としての脊椎動物の生活様式を比較して、各特性をこの二つの戦略と対応させて分類した。それ以来、多くの研究で生活史の特性をこの二分表と照合することにより、それにもとづいて種の適応戦略を論ずる傾向がある(Parry 1981参照)。しかし、 $r$ - $K$ -選択の理論から予測された生活史の各特性は、上に述べた資源に対する個体群の飽和度という前提からの演繹的推論の所産であり、自然での種の現実的な存在様式に即対応するものではない。このため、前提が異なれば幾通りもの代りの戦略(alternative strategy)が予測可能となる。たとえば、幼体期と成体期における環境の変動性の違いを前提としたいわゆる“bet-hedging”の理論(Murphy 1968; Schaffer 1974)をもとにして、生活史の特性に関する全く異なる二分表が得られている(Stearns 1976, 1977)。このような理由から、生活史特性の一つ一つを既存の二分表にあてはめてみる従来の枚挙的アプローチには、種の適応戦略の本質的理解に対して明らかに限界がある。今、最も望まれるのは、理論の前提に戻って、野外における個体群の資源に対する飽和度を明らかにすることであると思われる。

以上のような観点から、本章ではテナントウムシと

アサミの両個体群について各々の年次変動の様式を明らかにし、それをもとに食物資源量に対するテントウムシ個体群の飽和度を検討する。

## 方法

### a) 卵

越冬後の雌成虫は5月中旬頃より産卵を開始し、食草であるカカノアサミの葉の裏に卵塊を産みつける。発見された卵塊には発見日、場所、卵塊数を記入したラベルを付し、その後の調査のたびごとにフ化数と要因別の死亡数を記録した。ハサミムシなどによって捕食された卵と本種の成虫と若令幼虫のとも食いによる死亡卵は、卵殻に残された特徴的な食痕および葉の表面に残っている卵殻の付着跡からそれぞれほぼ正確に区別して数えることができる。しかし、成虫によるとも食いと若令幼虫によるそれとの区別は困難な場合が多く、両者を一括して「とも食いによる死亡」に含めた。繁殖期の後半にみられるしなびたり黒化した卵は「その他の死亡」の項にまとめた。

### b) 幼虫と蛹

若令幼虫のサイズは小さく正確な個体数を数えるのは困難なので、幼虫期の個体数は4令幼虫についてのみ調査した。4令幼虫と蛹に関しては各令の中期に達した個体数を Southwood & Jepson (1962) のグラフ法を用いて推定した。本種の4令幼虫に特異的な死亡要因として、2種類の寄生蜂、Pediobius faveolatus

(Crowford) と Watanabeia afissae (Watanabe) による寄生が認められた。寄生された幼虫の死体は黒化し、寄生蜂の羽化後も長くアサミの葉上に残っているので直接それを数えた。

### C) 成虫

全調査期間を通し、成虫に対しては詳細な個体識別のマーキング調査を行った。繁殖成虫、新成虫の全加入数については、Jolly-Seber 法 (Jolly 1965; Seber 1973) をもとにした井上 (1979) の推定法によって得た (詳しくは第 2 章参照)。調査地で越冬し、かつ翌年出現した成虫数については、新成虫加入数にマーク個体のデータから推定した羽化から翌春までの生存率をかけることによって得た。既に示したように、大部分の新成虫がマークを施されており、さらに越冬まで移出することなく羽化したアサミのパッチに留まる傾向があるので、マーク個体のデータをもとにした新成虫生存率もまた信頼度の高いものである (図 2-3 参照)。

## 結果

### 1. 生命表と個体群サイズの変動様式

1976 年から 1980 年までの 5 年間の調査によって得られた下流の調査地 A と上流の調査地 F での生命表を表 3-1a-b に示した。各発育段階に達した個体数を各

表3-1a. 調査地Aにおける5年間の生命表

Age class	1976			1977			1978			1979			1980		
	1x	dx	100qx	1x	dx	100qx	1x	dx	100qx	1x	dx	100qx	1x	dx	100qx
Overwintered adults plus immigrants	105			183			362			93			200		
Sex ratio	50.4			51.1			58.0			66.7			62.2		
Eggs	2868			4994			5713			4246			10868		
Predation		770	26.8		892	17.9		588	10.3		29	0.7		254	2.3
Cannibalism		194	6.8		1034	20.7		2035	35.6		1135	26.7		2468	22.7
Miscellaneous		744	25.9		817	16.4		876	15.3		798	18.8		2738	25.2
Total		1708	59.6		2743	54.9		3499	61.2		1962	46.2		5460	50.2
Newly-hatched larvae	1160			2191			2214			2284			5408		
Predation + Unknown		618	53.3		536	24.5		1161	52.4		1301	57.0		2129	39.4
Fourth instar larvae	542			1655			1053			983			3279		
Parasitism		22	4.1		72	4.4		28	2.7		12	1.2		17	0.5
Predation + Unknown		45	8.3		402	24.3		248	23.6		115	11.7		650	19.8
Total		67	12.4		474	28.6		276	26.2		127	12.9		667	20.3
Newly-emerged adults	475			1181			777			856			2612		
Sex ratio	47.5			55.7			61.1			53.1			55.9		
Overwintered adults	108			203			68			110			344		

表3-1b. 調査地Fにおける5年間の生命表

Age class	1976		1977		1978		1979		1980	
	lx	dx	100qx	lx	dx	100qx	lx	dx	1x	dx
Overwintered adults plus immigrants	269			434			789		114	
Sex ratio	75.0			70.0			64.7		67.1	
Eggs	10423			11264			9815		8114	
Predation	6290	60.3		3580	31.8	41.8	2358	29.1	1505	38.4
Cannibalism	647	6.2		2651	23.5	20.7	2297	28.9	731	18.7
Miscellaneous	1738	16.7		806	7.2	10.8	2099	25.9	452	11.5
Total	8675	83.2		7037	62.5	73.2	6754	83.2	2688	68.6
Newly-hatched larvae	1748			4227			2626		1360	
Predation + Unknown	1408	80.5		3451	81.6	78.3	2055	80.6	1096	68.8
Fourth instar larvae	340			776			571		264	
Parasitism	39	11.5		34	4.4	4.7	15	5.7	7	1.8
Predation + Unknown	40	11.8		71	9.1	3.3	144	54.5	57	14.9
Total	79	23.2		105	13.5	8.0	159	60.2	64	16.7
Newly-emerged adults	261			671			525		319	
Sex ratio	58.3			59.0			57.8		51.7	
Overwintered adults	129			328			134		75	



々生命表の第1列に示してある。兩個体群の生存過程における最も顕著な違いは、上流の調査地Fの个体群が下流の調査地Aの个体群に比べて成虫羽化までにより大きな死亡圧を受けているということである。卵から新成虫までの死亡率をみると、5年間に調査地Aでは75.6-86.4% (平均80.3%)であったのに対し、調査地Fでの死亡率ははるかに高く、92.5-98.7% (平均95.5%)であった。この死亡の大部分は卵期および若令幼虫期に強く作用する死亡要因、特に捕食者によるものであった(次章参照)。各死亡要因の実態とその个体群過程での役割の評価については、次章以降で詳細に行うので、ここでは个体群サイズの年次変動の概観のみにとどめる。

生命表の結果をもとに両地区における个体群サイズの年次変動を図3-1に示した。この図から明らかなように、A、F、兩個体群ともに、个体群サイズの年次変動は卵期で最も小さく、5年間での総産卵数の変動幅はそれぞれ3.7倍と2.9倍であった。次に个体群サイズの年次変動様式を兩個体群で比較してみると、距離的には近いにもかかわらず、異なる个体群変動の傾向を示した。つまり、調査地Aでは个体群サイズが年を追って増加する傾向をみせたのに対して、調査地Fでは比較的安定しており1979年以降はむしろ減少の傾向を示した。調査地Fでみられた1979年の新成虫から越冬後出現成虫までの个体数の大幅な減少は、この年の秋に2度にわたって来襲し

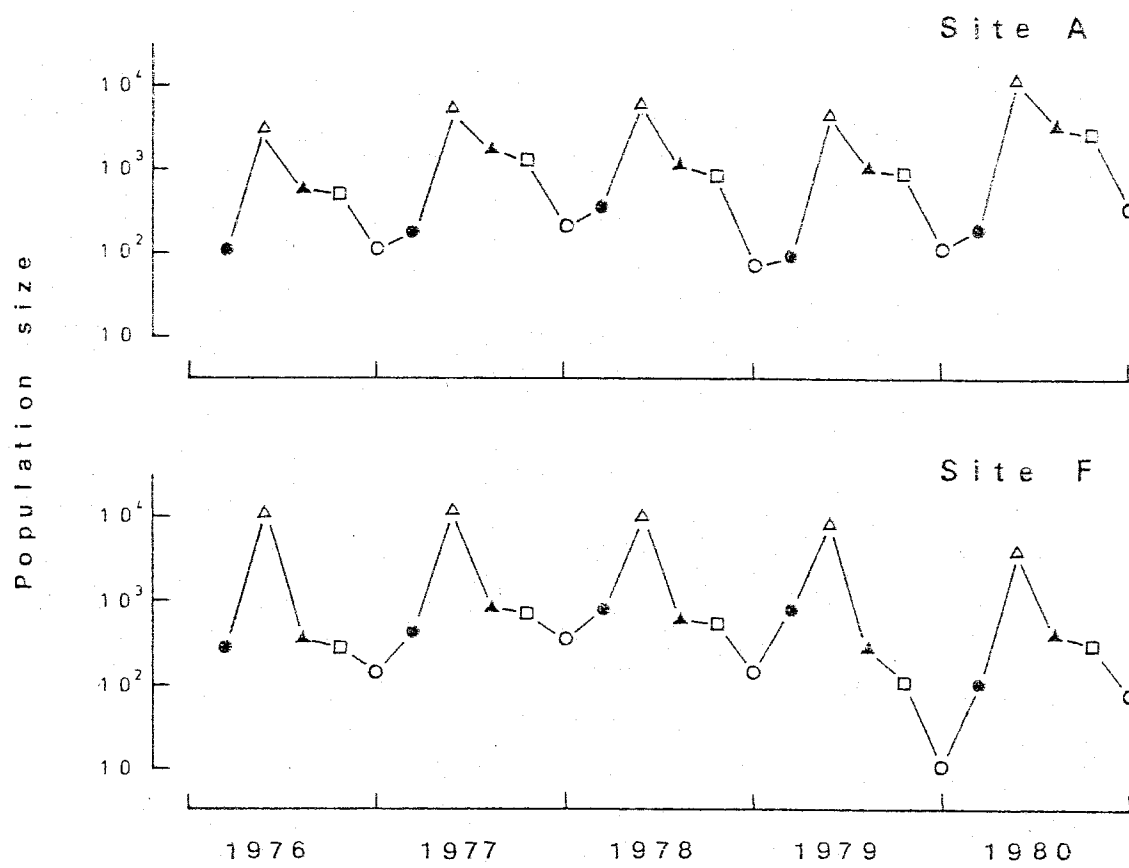


図3-1. 各发育段階における個体群サイズの年次変動。(o), 越冬成虫 (越冬直後の個体); (•), 越冬成虫 (繁殖期加入個体); (Δ), 卵; (▲), 4令幼虫; (□), 新成虫。

た台風による大規模な洪水によるものである。

## 2. 寄主植物個体群の年次変化

本種の食草であるカキノアサミは川の流域に沿ってパッチ状に分布している優占的な多年性草本である。調査地域では4月中旬頃に新しく出現し、新葉を展開しつつ6月下旬まで急速に成長する。その後ゆっくりと高さを増し8月中旬には1.5-1.8mに達する(図4-13参照)。テナントウムシの食物資源としての量的・質的な季節変化については次章でより詳しく分析する。

調査期間中の食物資源量の時間的な変動性を評価するために、アサミ基数の6年間にわたる年次変化を調べた(図3-2)。食物資源としてのアサミの量もまた両調査地でそれぞれ対照的な年次変動様式を示した。下流の調査地Aでは、アサミ基数は1976年以来一貫して増加傾向を示し、1981年には1976年の4.2倍にも達した。これに対して上流の調査地Fでは、1980年を除くと基数の変化は比較的小さく、より安定していた。1980年の大幅な減少は前年の台風による大規模な洪水によるものである。しかしこのような大きな被害にもかかわらず、翌年の1981年にはほぼもとのレベルにまで回復した。このため、6年間のアサミ基数の変動幅はわずか2.3倍(洪水による減少を示した1980年を除くと1.4倍)と非常に小さなものであった。下流の調査地Aは1968年に造られた砂

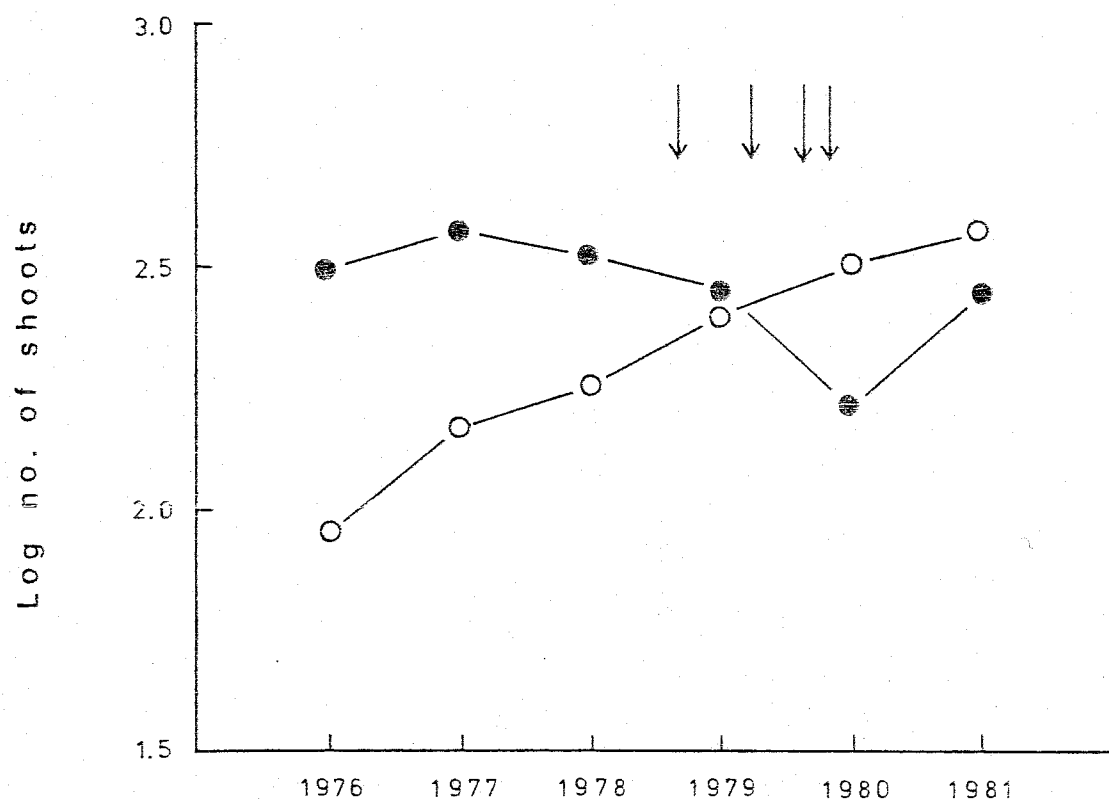


図 3-2. 調査地全体のアサミ基数の年次変化。(○-○), 調査地A;  
(●-●), 調査地F。 矢印は洪水を示す。

防ダムによる土砂の堆積地の上にあり、川岸はまだ十分に固まっていない。そのため、川岸近くのアサミは洪水のたびごとに流されたり土砂に埋められたりする可能性が高く、年間の株の消失の割合も大きい(図2-4参照)。さらに新たに開けた生息地であるため植生は遷移の初期段階に留まっており、アサミの株も年々新たに出現してくる。1979年の大規模な洪水の際には調査地Aでも多くの株が消失したが、翌年新たな株の出現により洪水による減少を上回る結果となった。これに対し、上流の調査地では川岸も十分にしっかりしており、1979年のような大規模な洪水の集中による大きな被害を除けば、洪水の影響は比較的小さなものと考えられる。実際に、1979年以外の株の新生率・消失率はともに極めて小さなものであった(図2-4参照)。また、この大規模な洪水による株の減少も翌年までにほぼ回復したという事実は、上流の生息地ではこのような突発的な攪乱作用に対するアサミ個体群の復元力が大きく、そのために資源量は長期的にみてかなり安定しているということを示唆している。

### 3. 食物資源と個体群の動的平衡

上でみた両生息地のアサミ茎数の年次変動は、調査期間を通してテナントウムシの個体群サイズの年次変動と極めて類似したものであった。そこで両者の変動の相互関係について調べるために、アサミの茎

数に対し総産卵数をプロットしたところ(図3-3)、  
両者の間には高い正の相関が認められた(調査地A:  
 $r=0.82$ 、 $0.05 < P < 0.1$ ; 調査地F:  $r=0.99$ 、 $P < 0.01$ )。  
調査地Aで両者の相関が低いのは、1979年の産卵数  
が異常に少なかったことによる。この原因は6月末  
の洪水によって大部分の繁殖成虫が消失し、その結  
果産卵期間が異常に早く終了したためである。一方、  
上流の調査地Fでは成虫の生存率に対する洪水の影  
響はほとんど認められなかった(図4-10参照)。調査  
期間を通してみられた両者の強い相関は、本種の個  
体群サイズが産卵過程を通して食物資源としてのア  
サミの現存量に強く制限されていることを示している。

食物資源量と個体群サイズとの間にこのような密接な関  
係がある以上、個体群サイズの変動様式を評価する  
際には資源量あたりの個体数として扱うのが妥当で  
あろう。そこで両調査地における各発育段階の個体  
数について、アサミの茎100本あたりの個体群密度を  
用いて5年間の変動様式を比較した(図3-4)。この  
図から、個体群密度の年次変動様式について、次の  
ような特徴が明らかになった。(a)この形で表された  
卵期の個体群密度は5年間を通し極めて安定してい  
た。すなわち、調査地AとFの年次変動幅はそれぞ  
れ2.8倍と1.4倍であった。これはいうまでもなく総  
産卵数が食物資源量に強く依存していることの反映  
である。調査地Aでの1979年の卵密度の低下は既に  
述べた6月末の洪水による産卵期の中絶の結果である。

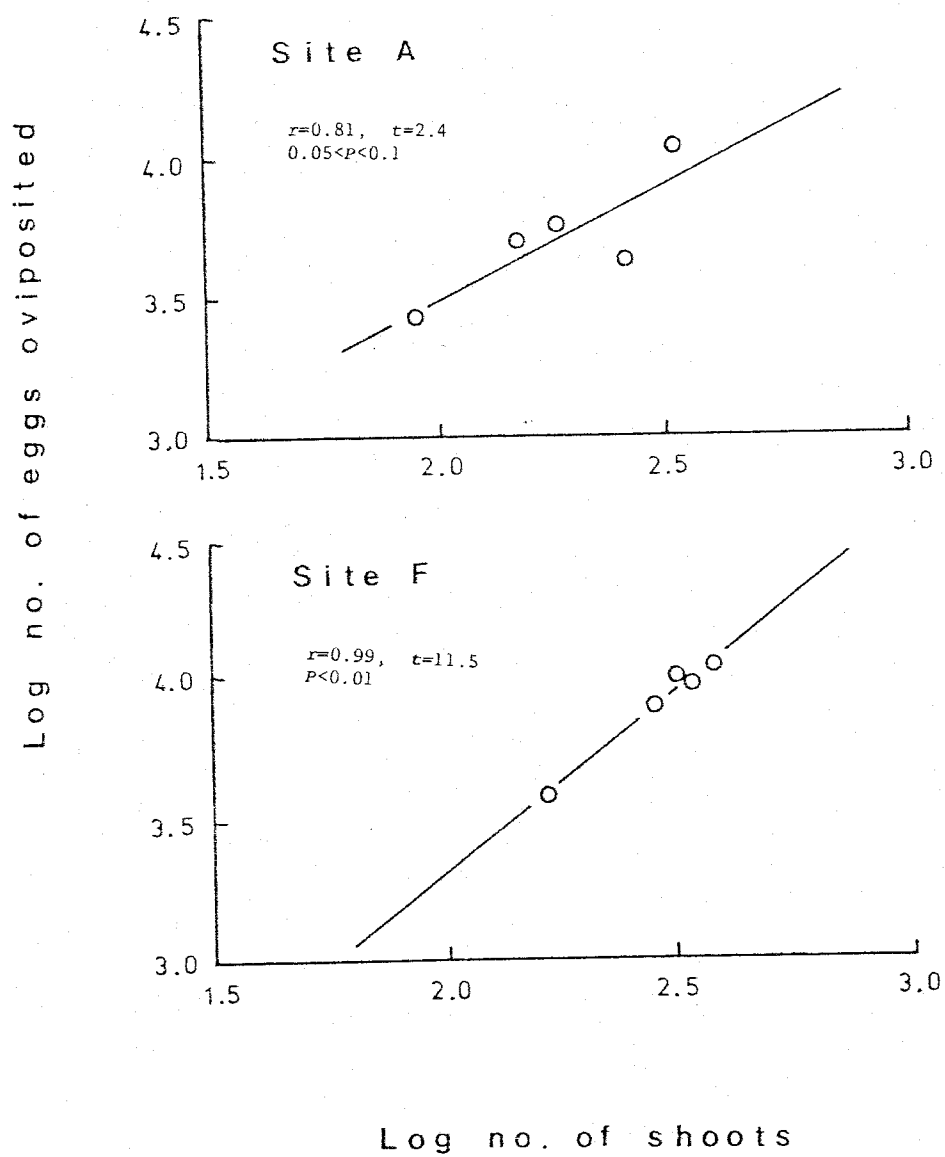


図3-3. 調査地全体のアサミ基数と産卵数との関係。  
(1976-1980年)。

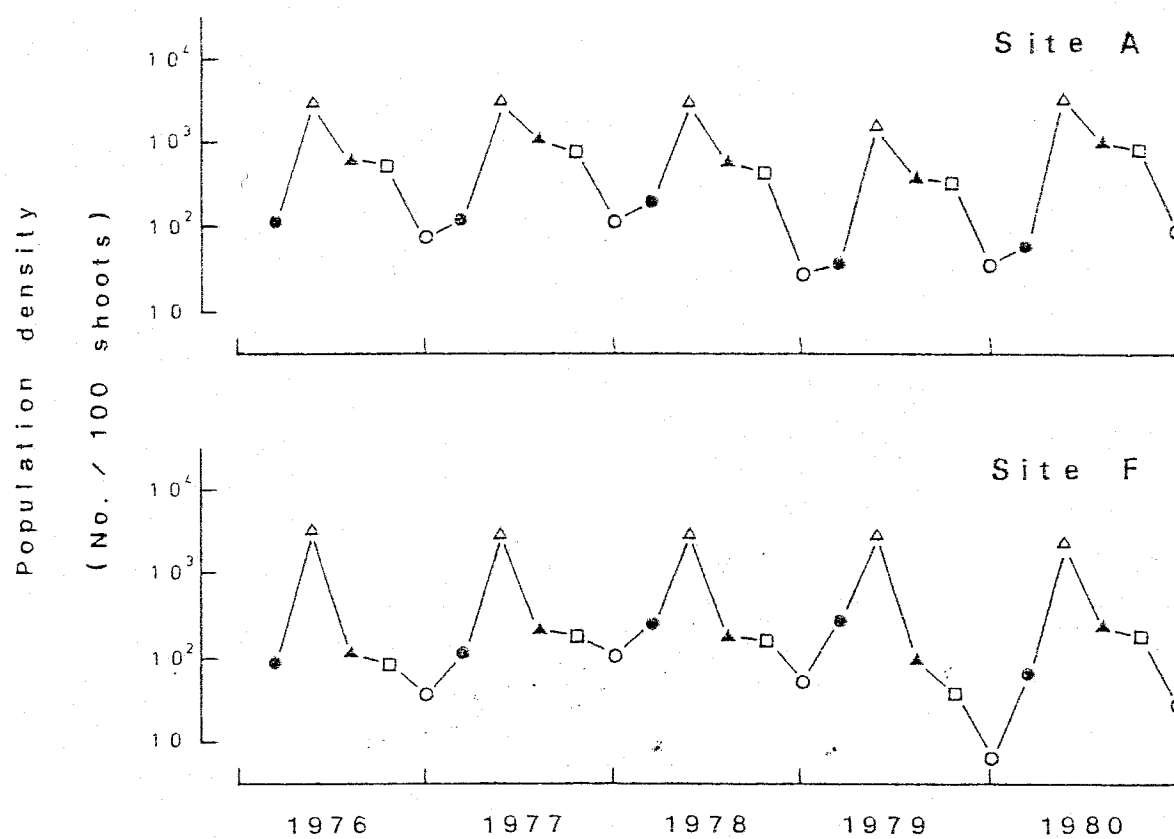


図3-4. 各发育段階における個体群密度(アサミ100茎あたり個体数)の年次変動。  
 (○), 越冬成虫(越冬直後の個体); (●), 越冬成虫(繁殖期加入個体);  
 (Δ), 卵; (▲), 4令幼虫; (□), 新成虫。



(b) 単位資源量あたりに換算された卵密度に関しては、  
兩個体群の間に有意差は認められなかった。すなわ  
ち調査地 A と F の平均卵密度はアザミ 100 茎あたりそ  
れぞれ 2984 卵と 2937 卵であった。(c) 卵から新成虫  
までの死亡率は明らかに調査地 F の方が高い。羽化  
時での新成虫の平均個体群密度は 5 年間で調査地 A  
と F において 589 個体と 128 個体であり、兩個体群の  
間には統計的な有意差が認められた ( $t=4.49$ ,  $P<0.01$ ,  
Welch の方法)。このため、下流の調査地 A では調査  
期間を通し成虫羽化期に既に一部の株で食いつくし  
が認められたが、上流の調査地 F ではこのような現  
象はほとんどみられなかった (図 4-14a-b 参照)。(d)  
これに対し、成虫羽化から翌春の繁殖期までの新成  
虫の生存率は、調査地 F の方が調査地 A に比べ常に  
高い値を示した。さらに、秋の台風による洪水もま  
た越冬前期間の突発的な死亡要因として重要である。

### 論 議

ここに示した結果から、本種の個体群は食物資源  
としてのアザミの量によって強い制限を受け、その  
個体群との間に緊密な動的平衡を保ちつつ自らを維  
持していると結論できる。その結果、資源量に対す  
る個体群密度は長期間にわたって一定の枠内に収ま  
っているのである。ここで明らかになった 5 年間の  
個体群密度の変動の大きさはこれまでに調査された  
食植性昆虫の自然個体群の中でも木田におけるツマ

グロヨコバイ 個体群 (Kuno & Hokyo 1970) の例などとともに最も小さい部類に入る (Hassell et al. 1976; Wolda 1978 参照)。この安定性の解釈にあたって、ここでみられた資源量と個体群サイズの密接な量的関係は、真の平衡ではなく単に気象要因などの外的環境に対する反応の結果にすぎないのではないかという疑問が出されるかも知れない。けれどもこの疑問は直ちに否定できる。というのは、距離的にも近い両調査地でのアサミ 個体群は調査期間を通しそれぞれ全く異なった年次変動を見せたにもかかわらず、テントウムシの個体群サイズは各々の調査地の資源量の独自の変動に驚くほど同調しているからである。

資源量と個体群サイズの間にこのような動的平衡が存在するという結論は、本種の個体群変動の様式に関して重要な示唆を与える。つまり寄主植物の変動のより大きな生息地では、本種の個体群サイズの年次変動もそれに反応してまた大きくなると期待されるのである。既にみたように、下流の調査地 A では植生遷移の初期段階に留まっている土砂の堆積上にあり、洪水などの突発的な攪乱要因の影響も受けやすい。このため、アサミ株の新生・消失の割合は大きく、不安定な生息地としての特徴を示している (図2-4参照)。その結果、アサミ茎数は調査期間の6年間に4.2倍にも増加した。これに対して、上流の調査地 F の川岸は十分固まっておリ、洪水の影響も大規模なものを除くと比較的小さく、さらにアサミ

個体群の大規模な洪水の後の回復力も大きい。このため、アサミ株の置換率も小さく、下流に比べてはるかに安定した生息地であると考えられる。この調査地でのアサミ基数の年次変動幅は6年間でわずか2.4倍(1980年を除くと1.4倍)という小さなものであった。このように、下流の不安定な生息地では、食物資源量のより大きな変動に加え攪乱要因の作用も大きく、それらに反応して個体群サイズの年次変動もまた大きなものになる。これに対し、より安定な上流の生息地では変動の小さい資源量に依存して、個体群サイズも長期にわたり比較的一定のレベルを保ちつつ存続しているのである。

食植性昆虫の個体群サイズと食物資源量との関係の興味深い例はヒトリガの一種(Tyria jacobaeae L.)とその食草であるサワギリ(Senecio jacobaea L.)を材料とした Dempster (1971, 1982)の研究に見ることができる。このヒトリガの個体数は幼虫期に利用できるサワギリの量に強く規定されている。その結果、成虫個体数の年次変動は9世代にわたり寄主植物の変動にほぼ一致していた。この両者の関係はここで示したテントウムシとアサミの年次変動の相互関係に極めて類似している。しかし資源量の変動に対する個体群の追跡(tracking)を達成しているメカニズムは、この2種の食植性昆虫では全く異なっている。ヒトリガの場合、寄主植物との年次変動の同調の原因は、主に食物枯渇の結果生じる飢餓による幼虫期の死亡と

小型化した成虫の産卵数の減少である。つまり、食物資源量の絶対的な不足が個体数のそれ以上の増加を不可能なものにしているのである。これに対してこのテントウムシの場合、資源量に最も同調した年次変動を示すのは成虫個体数ではなく産卵数なのである。さらに、この産卵期は食物条件のより良好な時期であり、資源量の絶対的な不足はほとんど生じない。また、繁殖期間が長いこと産卵数に対する生存期間の影響が大きくなり、成虫のサイズに依存した産卵数の減少もみられない。ここで明らかになった資源量の変動に対する個体群の動的平衡は、後述するように繁殖成虫の株間移動による産卵場所選択と繁殖期の後半にみられる雌成虫の卵吸収による産卵数の調節というメカニズムによって達成されているのである。この本種が示す特徴的な繁殖戦略とその適応的意義については第5章以降でより詳しく解析する。

Nicholson (1954)によると、平衡の問題を厳密に論じるためには個体群密度は生活必要資源(requisite)に対する相対密度として定義されねばならない。本種の場合、ここで明らかにされたように、寄主植物であるアザミの現存量は繁殖過程を通して個体数を強く制限しており、これが生活上最も基本的な資源であることは疑いない。したがって、この資源量あたりに換算された個体数は、本種の個体群の変動様式を解析する際に最も有効かつ生物的に意味のある尺度なのである。

## 第4章 生存過程と環境要因の季節性

はじめに

一般に、温帯の自然環境の下に生息する昆虫個体群においては、環境の季節性(seasonality)、すなわち季節の推移に伴う周期的かつ予測可能な環境の変動性が、その動態の基本的特性に深く関与しているものと思われる。たとえば、ナミスジフエナミシャク(Operophtera brumata L.) (Feeny 1976) やアブラムシの一種(Drepanosiphum platanoidis Schr.) (Dixon 1976) のフ化幼虫の生存率は、寄主植物の芽吹き(bud burst)とフ化時期の同調の程度に大きく依存している。また寄主植物の質(たとえばナッ素含有量)の季節的变化が、個体群のレベルや種多様度に大きな影響を与えている事実も、幾種類かの食植性昆虫で知られている(White 1974, 1978; McNeill & Southwood 1978; Kraft & Denno 1982)。したがって、温帯における昆虫個体群動態の基本的特性を正しく理解するためには、生命表解析の手順としてこれまで広く行われてきた最終結果としての要因別の死亡率の評価と密度依存性の検討からさらに一步を進めて、食物資源を含めた環境要因の季節的動態とその個体群過程での役割を解明することが不可欠である。

以上のような観点から、本章では、全生活史を通して個体群過程に関与する外的環境要因とそれらの作用の季節的变化について解明し、個体群動態における環境の季節性の意義について考察を行う。

## 方 法

### 1. 自然個体群の調査

野外個体群の調査方法と各発育段階に達した個体数の推定方法については、これまでに詳しく述べた。

### 2. 捕食者除去の野外実験

1978年、上流の調査地Fで、本種の卵および幼虫の生存過程における捕食の影響を評価するために、以下の野外実験を行った。

#### a) 実験1

5月18日、10株のアサミを任意に選び、その成長を妨げないようにナイロンゴースのケージをかけ、捕食者の侵入を防いだ。その中に雄・雌各1個体の繁殖成虫を入れ、交尾産卵を行わせた。その後の調査ごとに、各ケージ内の卵、4令幼虫、蛹を数え、各段階に達した個体数を推定した。この捕食者除去のケージ個体群の生存率を野外個体群のそれと比較した。

#### b) 実験2

6月8日に、同一のアサミパッチ内の高さおよび葉数のほぼ等しい3株のアサミを選び、その中の1株には実験1と同様のナイロンケージをかけて、捕食を防止し、他の2株は自然状態のままとした。40

個体のフ化幼虫をそれぞれの株の中位の葉に接種し、その後の個体数の減少の経過を調査、比較した。

## 結 果

### 1. 個体群密度の発育ステージ別の変動様式

本種の個体群過程に関与する種々の外的な環境死亡要因およびその作用の詳しい解析を行う前に、各発育段階別の個体群の変動様式の特徴をみておこう。両調査地でのアサミ100茎あたりに換算した各発育段階の個体数の5年間の年次変動と、その大きさの指標としてのバリエーション(対数変換密度にもとづく)を図4-1に示した。この結果から次の事実が明らかになった。

a) 個体数の年次変動のバリエーションの値は、越冬成虫から卵にかけて著しく減少する。しかし、その後の発育段階の進行に伴ってこのような減少はみられず、むしろ一般的に増加する傾向が認められた。このことは、資源量に対する個体群サイズの安定化が繁殖過程で達成されること、さらにその後卵期以降の生存過程に関与する環境要因は、結果的に、個体群密度に対してその年次変動を大きくする攪乱要因として作用していることを示している。

(b) 両調査地での新成虫の個体群密度の違いは、主に卵および幼虫前期(1-3令)に作用する死亡要因の強さによって説明可能である。一方、羽化から翌春の繁殖期までの新成虫生存率は、上流の調査地の方が高くなる傾向が

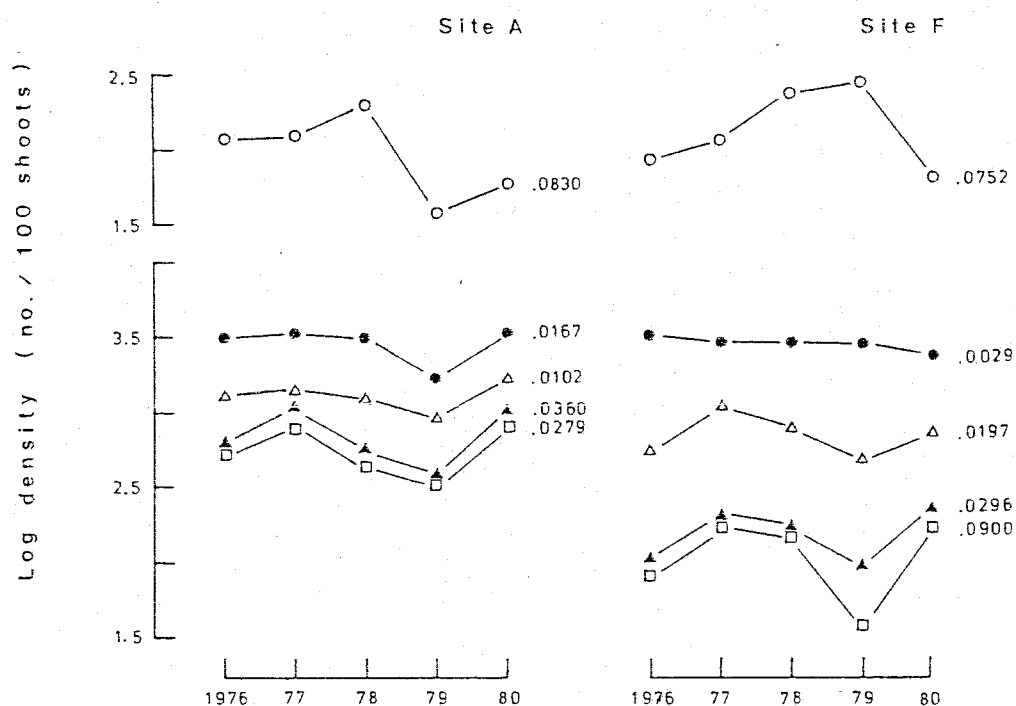


図4-1. 各发育段階の個体群密度(アサミ100茎あたり個体数)および5年間の年次変動のバリエーション。(O)、越冬成虫(移入個体を含む); (●)、卵; (Δ)、1化幼虫; (▲)、4令幼虫; (□)、新成虫。



ある。なお、調査地下での1979年の新成虫羽化数の大幅な減少は、明らかに6月末の大規模な洪水によるものである。

## 2. 未成熟期の個体数の季節消長

Jolly-Seber法で推定した成虫個体数の季節消長、および下流から上流にかけての個体群の生活史特性の規則的な変化については、第2章で詳しく述べた。ここでは卵、4令幼虫、新成虫羽化数の季節変化をみてみよう(図4-2 a-b)。個体数の季節消長を上流(F)、下流(A)兩個体群で比較したところ、次の事実が明らかになった。(a)卵から新成虫までの生存過程において、上流個体群は下流個体群に比べて、毎年より強い死亡圧を受けている。(b)調査地Fでは調査地Aに比べ卵や幼虫の出現期間が長く、個体数のピークも遅れる傾向がある。この季節消長のずれは、成虫羽化においてより大きな差になって現れる。

ここでみられた季節消長の違いの原因として第一に考えられるのは、平均気温などの気象条件の差であろう。下流の調査地では上流の調査地に比べ約 $1.0^{\circ}\text{C}$ 平均気温が高かった。そこで平均気温と個体群の季節変化の関係を調べるために、調査地Aから北西へ約1km離れた地点で測った5年間の各月の平均気温(図4-3)と、新成虫の50%、75%羽化達成日および越冬成虫の加入数(100茎あたり密度)(表4-1)を示した。図4-3から、この調査期間において、7・8月の平均気温には

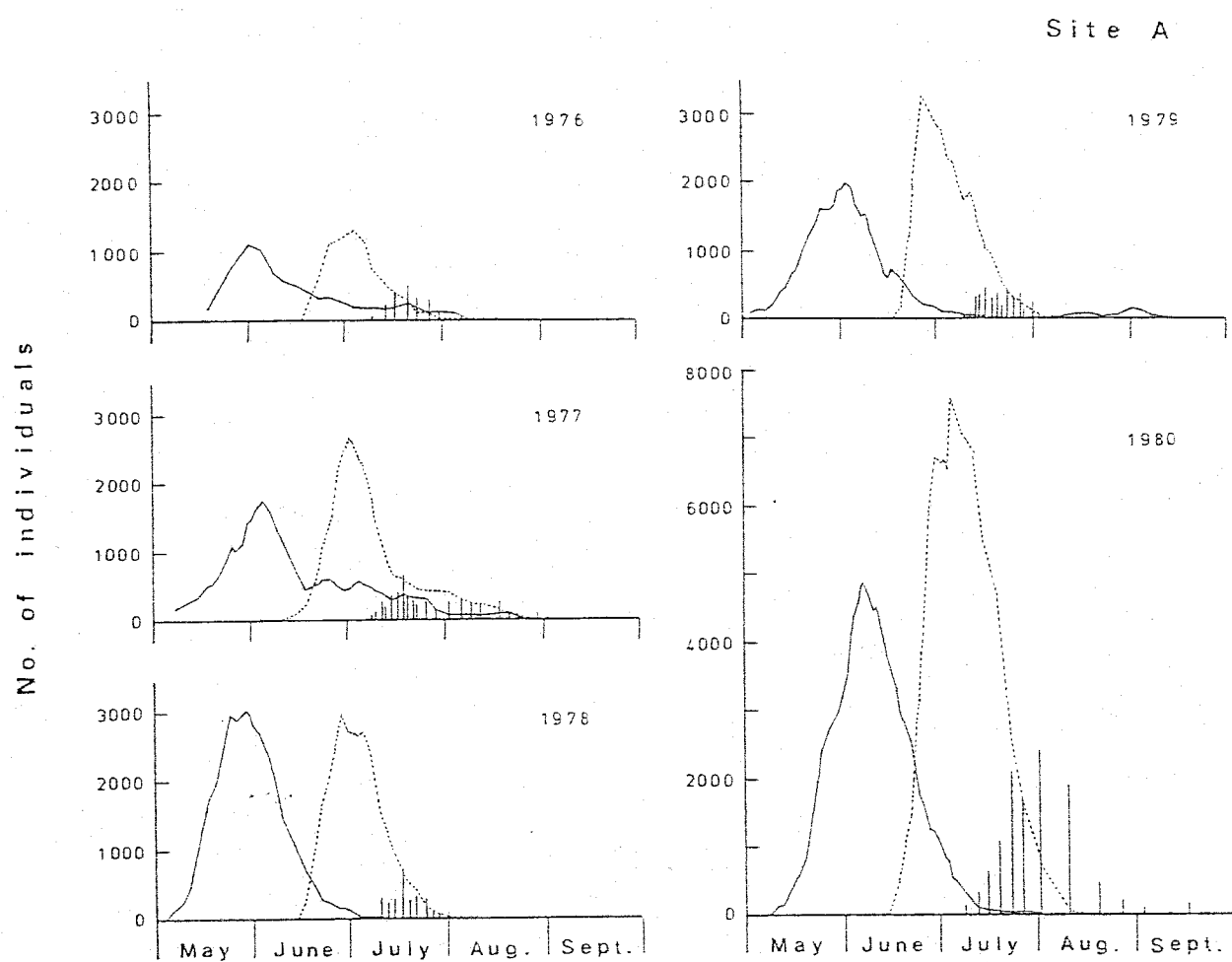


図4-2a. 卵・4令幼虫・成虫羽化数の季節消長(調査地A)。

実線: 存在卵数; 破線: 存在4令幼虫数  $\times 5$ ; 縦線: 成虫羽化数  $\times 5$ 。

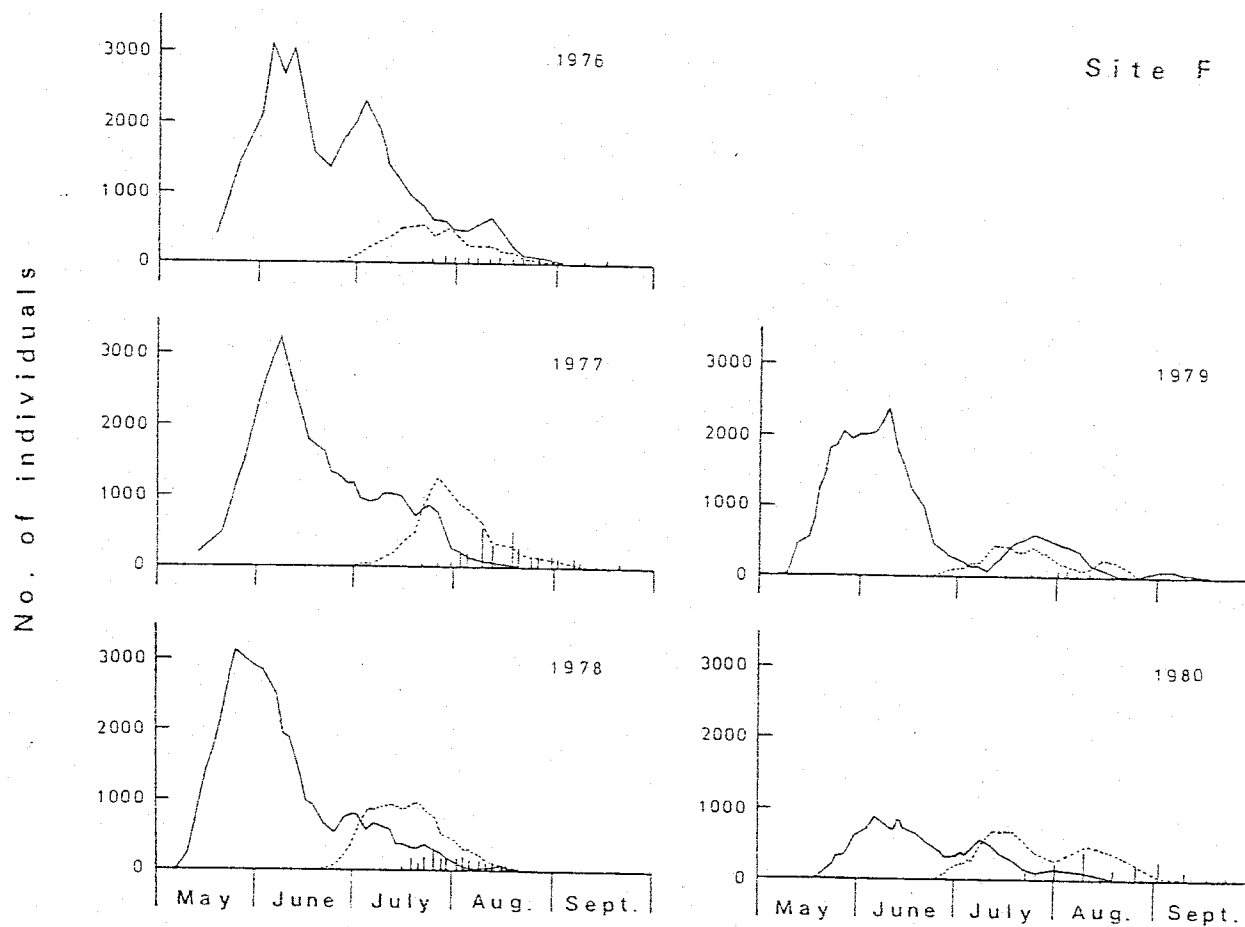


図4-2b. 卵・4令幼虫・成虫羽化数の季節消長(調査地F).

詳しくは図4-2aを参照.

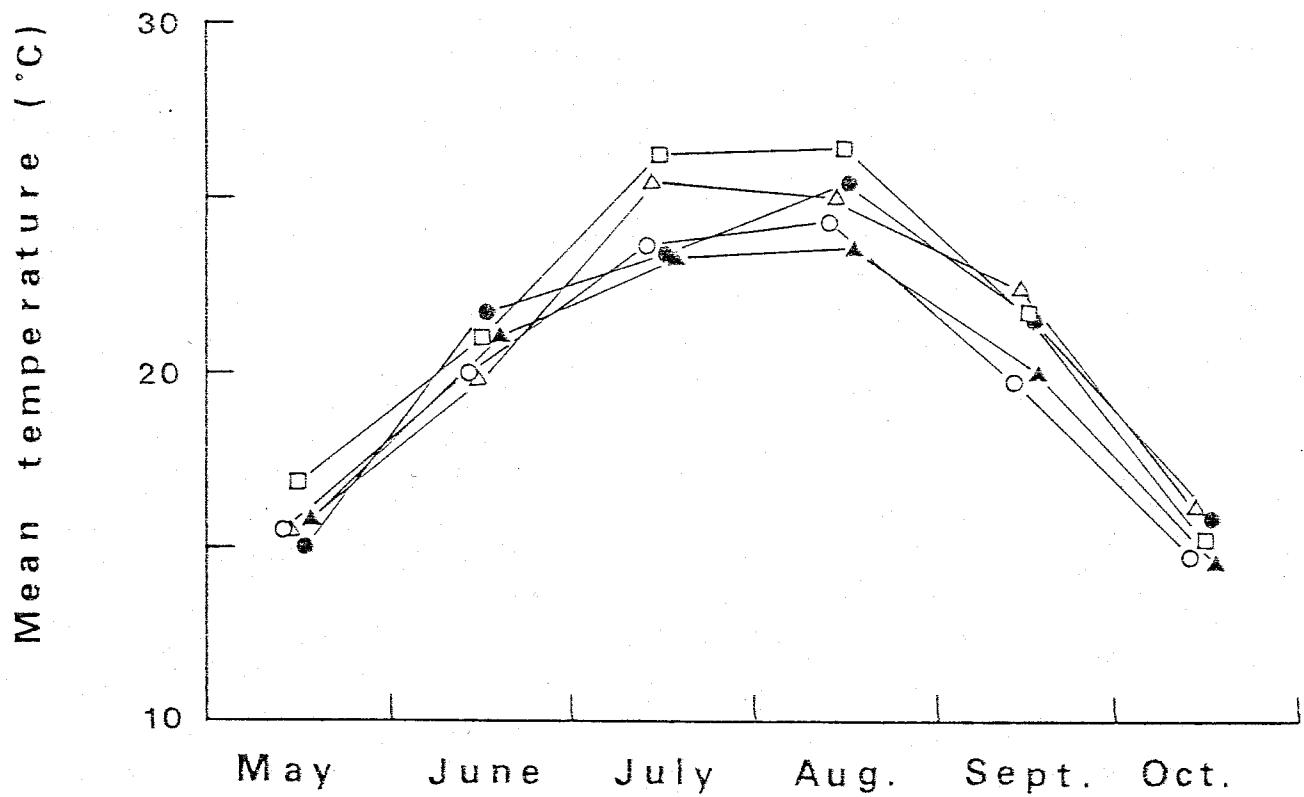


図4-3. 調査地域の月平均気温 (調査地Aから西北1kmの地点で測定した)。 (○)、1976年; (△)、1977年; (□)、1978年; (●)、1979年; (▲)、1980年。

表4-1. 新成虫羽化数の50%・75%達成日、および越冬成虫（加入個体を含む）密度  
（7サミ100茎あたり1個体数）。

Year	Cumulative adult emergence				Total recruit of overwintered adults (per 100 shoots)	
	50% point		75% point			
	Site A	Site F	Site A	Site F	Site A	Site F
1976	19 July	12 August	24 July	23 August	118.0	86.5
1977	20 July	14 August	3 August	23 August	124.5	116.0
1978	16 July	30 July	21 July	6 August	202.2	245.3
1979	20 July	3 August	26 July	11 August	37.1	285.9
1980	26 July	9 August	1 August	28 August	62.9	70.4

比較的大きな年次差(4.0°C程度)が認められた。一方、両調査地での各羽化日の差は、各調査地での年次差よりも大きい。たとえば75%羽化日についてみると、調査地間の差が16-28日であるのに対し、年次差は調査地Aで13日以下、調査地Fでも20日以下であり、いずれも小さかった。このように平均気温の差は調査地間よりも年次間で大きいのに、羽化時期の違いは、逆に、年次間よりも調査地間で大きい。この事実は、温度が調査地間の羽化時期の違いによって二次的なものであることを示している。上流の調査地Fでの羽化時期の1ヶ月近い遅れは、後述するように、繁殖成虫の寿命に依存した産卵期間の延長と、繁殖期の前半により強く働く捕食の作用の結果であると考えられる。これに対して、各調査地での羽化時期の年次変異は、次章で示すように、越冬成虫密度(密度に依存して羽化時期は早くなる)と平均気温の年次差によってほぼ説明が可能である。

### 3. 生存過程に働く環境要因

#### a) 卵期

一般に卵期死亡率は高く、5年間を通して下流の調査地Aで46.2-61.2%(平均54.4%)、上流の調査地Fで62.5-83.2%(平均74.2%)であった(表3-1a-b参照)。しかし両個体群ともに、調査期間を通して卵期死亡率の密度依存性は認められなかった。両調査地での、各半月に産まれた卵のフ化数および要因別の死亡数を、

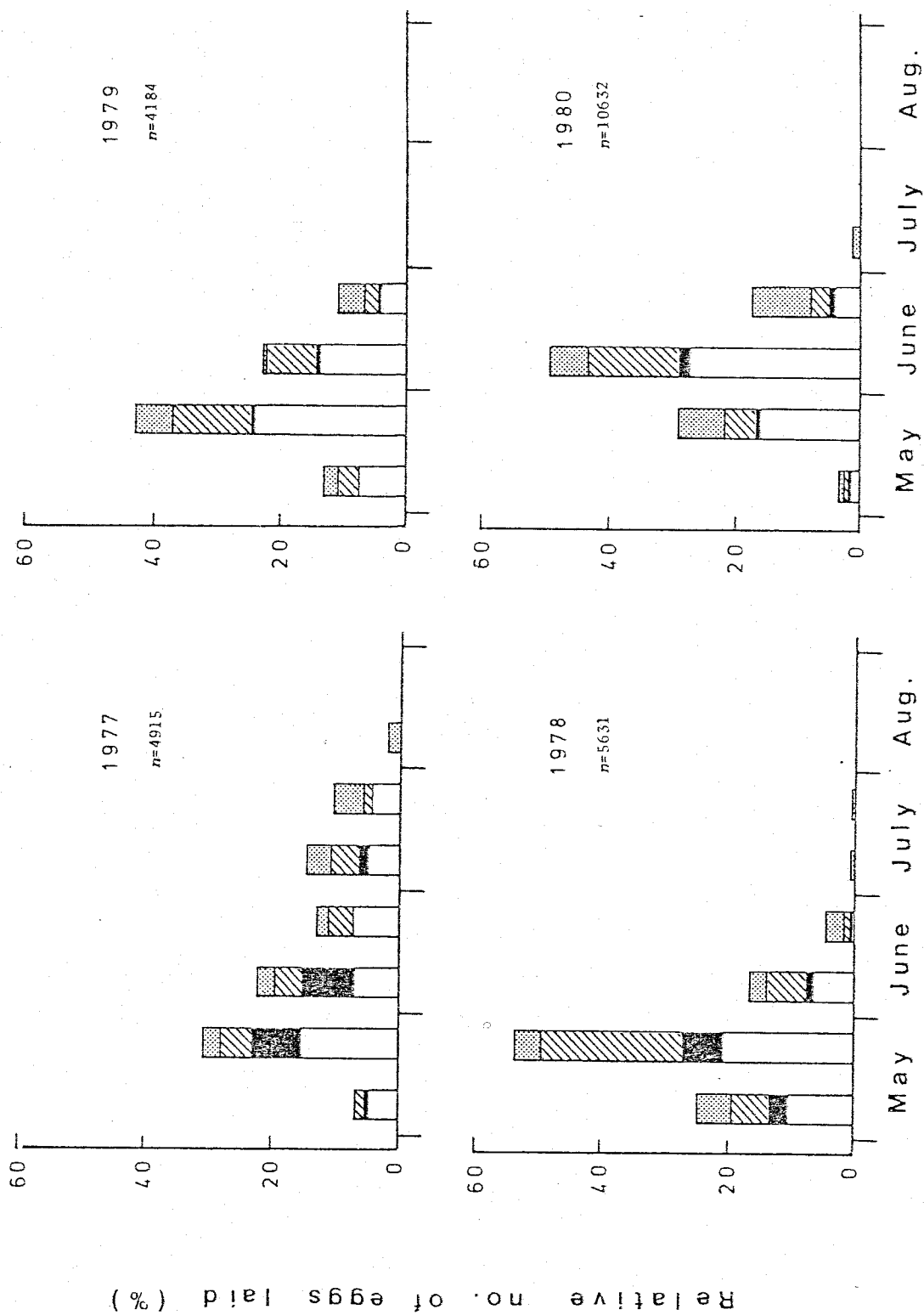


図4-4a. 各半月に生まれた卵のフ化数および要因別死亡数(調査地A)。(口)、フ化;  
(■)、捕食による死亡;(■)、とも食いによる死亡;(■)、その他の要因による死亡。

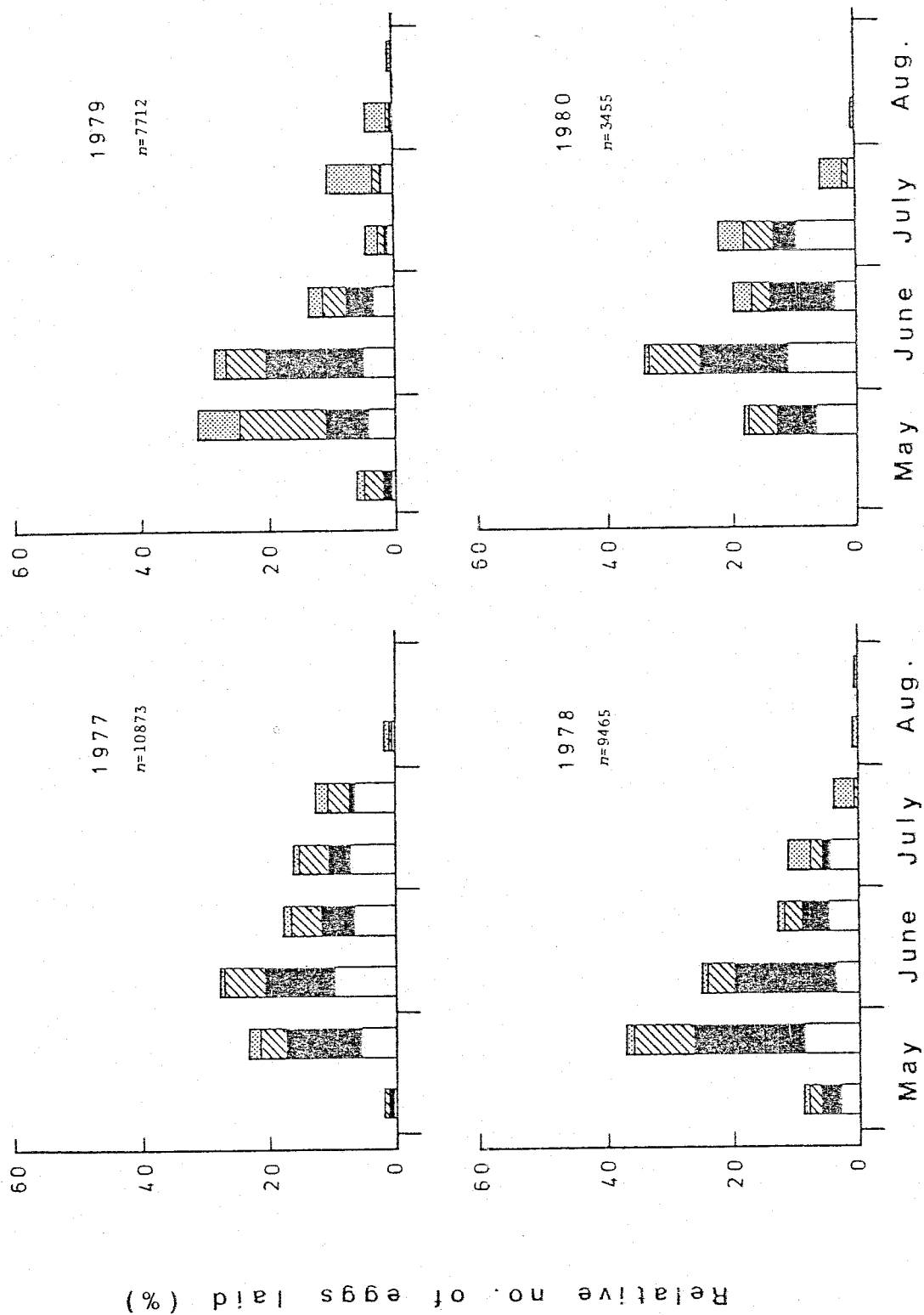


図4-4b. 各半月に生まれた卵のフ化数および要因別死亡数(調査地下). 詳しくは図4-4aを参照.



図4-4a-bに示した。この図をもとに、卵期に作用する各死亡要因の奥態についてみていこう。

### 捕食

特に上流の調査地Fでは、最も重要な死亡要因は捕食者によるものである。野外で直接捕食現場を確認した捕食者のリストを表4-2に示した。またそれ以外に、本種にとっての潜在的な捕食者を明らかにするために、アサミ株上で見られる捕食性昆虫を採集して実験室に持ち帰り、本種の卵および幼虫を与えて捕食の可能性を調べた。この捕食実験で明らかにされた潜在的な捕食者も合わせて表4-2に載せた。卵期の捕食者の中でもコフハサミムシ(*Anechura harmandi* (Burr))は、他の捕食者に比べて圧倒的に多く、テントウムシの産卵のピークから1-2週間後、つまりフ化幼虫数の最も多い時期にその個体数がピークになる重要な捕食者である(図4-11参照)。この時期には、コフハサミムシがアサミ株上を活発に探索しており、テントウムシの卵や若令幼虫を捕食している現場を頻繁に目撃した。アサミ株上のコフハサミムシの個体群密度を両調査地で比較すると(表4-3)、捕食の影響が常に大きい上流の調査地Fの方が下流の調査地Aに比べ、5年間の平均密度は有意に高かった( $t=4.9$ 、 $P<0.01$ )。また、この捕食による死亡率は繁殖期の前半により高く、時期特異的な作用が認められた。

### とも食い

野外での成虫による卵のとも食い行動の分析から、

表4-2. 发育段階別の捕食者リスト。(\*\*)、野外で捕食現場を確認した捕食者；(\*)、捕食実験で明らかになった潜在的な捕食者。

Arthropod predators	Developmental stages of <u>H. niponica</u> exposed to arthropod predators			
	Egg	larva and pupa	Newly-emerged adult	Overwintered adult
<b>Araneida</b>				
<u>Theridion kompirense</u> (Bös. et Str.)		**		**
<u>L. yunohamense</u> (Bös. et Str.)			**	**
<u>Enoplognatha japonica</u> (Bös. et Str.)				**
<u>E. transversifoveata</u> (Bös. et Str.)			**	**
<u>Neoscona scylla</u> (Karsck)		*	**	**
<u>Xysticus croceus</u> (Fox)				
<b>Coleoptera</b>				
<u>Anara congrua</u> (Morawitz)	*	*		
<u>Agonum ehikoense</u> (Habu)		*		
<u>A. sylphidis sylphidis</u> (Jedlicka)		*		
<u>A. lampros</u> (Bates)		*		
<u>Chlaenius naeviger</u> (Morawitz)		*		
<u>Dicranoncus femoralis</u> (Chaudoir)		*		
<u>Harmonia axyridis</u> (Pallas)	**	*		
<u>Athemus suturellus</u> (Motschulsky)	**	*		
<u>Cantharis lewisi</u> (Pic)	*	*		
<u>Thenus episcopalus</u> (Kiesenwetter)	*	*		
<u>Megalopaederus wadai</u> (Scheerpeltz)		*		
<b>Dermaptera</b>				
<u>Anechura harmandi</u> (Burr)	**	**		
<b>Heteroptera</b>				
<u>Picromerus lewisi</u> (Scott)		**		
<u>Adelphocoris triannulatus</u> (Stål)		**		
<u>Pioconis varius</u> (Uhler)		**		
<u>Nabis apicalis</u> (Matsumura)		*		
<b>Neuroptera</b>				
<u>Dendroleon jezoensis</u> (Okamoto)		**		

表4-3. アサミ株上でのコアハサミムシの平均密度  
(アサミ100茎あたりの個体数)の年次変化.

Site	Year				
	1976	1977	1978	1979	1980
A	1.9	2.2	3.7	0.5	1.6
F	6.6	7.6	10.5	6.6	4.8

両調査地間の平均密度には統計的な  
有意差がある ( $t=4.90$ ,  $P<0.01$ ).

この現象がかなり性特異的、つまり雌成虫に特異的な行動であることがわかった。実際にこれまで直接観察された52例のとも食いは、全て雌成虫によるものであった。このような雌成虫に極端に偏ったとも食い行動は、芦生の個体群でも認められている(Nakamura & Ohgushi 1981)。一方、若令幼虫、特にフ化直後の幼虫の場合には同じ卵塊の未フ化卵をとも食いする傾向が強い。しかし幼虫の発育とともに、このとも食い行動はほとんど見られなくなる。とも食いによる死亡は季節的に捕食による死亡と重なるので、両者による卵期の死亡率の間にはある程度相補的な関係がみられる(図4-5)。このため、捕食圧の低い調査地Aでは、とも食いによる死亡がより重要になっている。このように、とも食いによる死亡率は捕食によるそれと相補的な関係にあるため、明確な密度依存性は検出されなかった。このようなとも食い行動の生態学的意義については、Fox (1975)や Polis (1981)が指摘するように、種々の角度から検討する必要がある。特に栄養価の高い食物資源の確保という観点からみると、繁殖期の雌成虫に特異的なこのとも食い行動は、本種の繁殖戦略上、一定の生態的意味を持った適応的行動であることが推測される。

#### その他の要因

フ化せずに死亡する卵の割合は、繁殖前期では少ないが7月以降に増加する。これは未受精卵の増加ではなく、夏の高温多湿な気象条件による生理的な

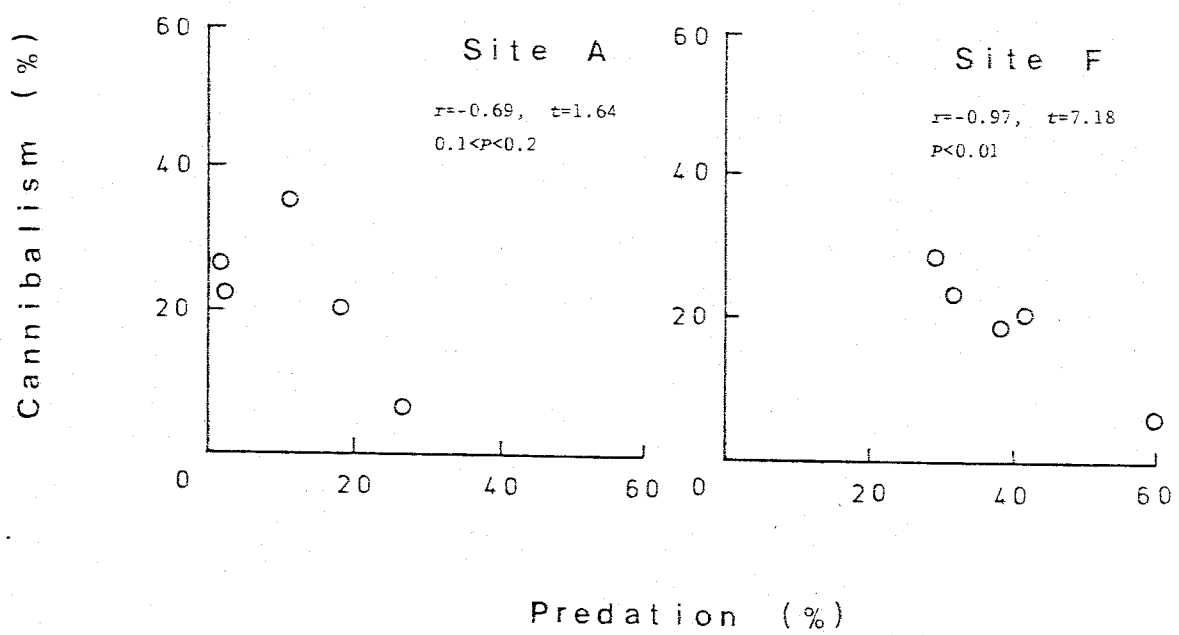


図4-5. 捕食とともに食いによる卵期死亡率の関係.

死亡の増加によると考えられる。なぜなら、野外での交尾率は比較的高く、貯精嚢に貯えられた精子の寿命も極めて長いこと (Katakura 1982)、また1回の交尾で雌成虫が一生を通して産める大部分の卵を受精させることが十分可能であり、さらに好適な飼育条件下ではこのような卵死亡はほとんどみられないからである (中野、私信)。

#### b) 幼虫および蛹期

若令幼虫期 (1-3令) の死亡率は高く、5年間の死亡率は調査地 A と F でそれぞれ 24.5-57.0% (平均 45.3%) および 68.8-81.6% (平均 78.0%) であり、調査地 F の方がより高くかつ安定していた。一方、幼虫の発育につれて死亡要因の作用は弱くなり、4令や蛹の死亡率は若令期に比べかなり低い (図4-1参照)。調査地 F での1979年の例外的な高い死亡率 (60.2%) は6月下旬の大規模な洪水によるものである。幼虫期の死亡率に関しても、やはり密度との明瞭な関係は認められなかった。

#### 捕食

若令幼虫はアサミ株上で、ハサミムシ、捕食性カメムシ、ゴミムシなどの捕食を受けやすい。表4-2に野外で確認された捕食者ならびに捕食実験で明らかになった捕食者のリストを示した。卵期同様、コブハサミムシが幼虫に対しても最も重要な捕食者であった。テントウムシの卵や幼虫の捕食者としての

ハサミムシの重要性は、他の個体群でも広く知られている (Kimura 1978; 白井 1980; Nakamura & Ohgushi 1981)。

捕食者除去の野外実験1のケージ個体群と調査地Fの自然個体群の生存率を比較したところ、捕食者除去の効果は顕著であった (表4-4)。ケージをかけた株での卵と幼虫前期の生存率は、捕食者にさらされている自然個体群に比べ有意に高くなった ( $P < 0.001$ )。しかし、4令から成虫までの生存率に関しては兩個体群間の差は比較的小さなものであった ( $0.05 < P < 0.1$ )。ケージをかけた株での卵期死亡のほとんどは、成虫とフ化幼虫によるとも食いの結果であり、4令から成虫までの比較的高い死亡は株の食いつくしによる餓死であった。実験2における生残幼虫個体数の時間的変化を図4-6に示した。この結果もまた幼虫期での捕食の役割の重要性を強く支持した。すなわち、捕食者を除去した株では、接種したフ化幼虫の65%が7月1日まで生き残り、その後アサミの食害度の上昇に伴い個体数はゆっくりと減少した。一方対照区の2株では、生存率はいずれも実験直後から急激に減少し、7月1日まで生存した個体はそれぞれ5%と2.5%であった。また6月13日と20日におこった2度の大雨によっても、幼虫個体数の大幅な減少は認められなかった。このことから、幼虫に対する降雨などの物理的要因の影響は比較的小さなものであると考えられる。結局、ここで示した捕食者除去の実験結果と野外観察から、本種の卵期および若令幼虫期

表4-4. 実験1の捕食者を除去した個体群と自然個体群との  
各発育段階の生存率の比較。

	Survival rate (%)		
	Egg	1st-3rd instar	4th instar - adult
Caged population	47.4	66.1	44.1
Natural population	26.8	21.7	35.9
$\chi^2$	83.3	188.9	3.0
	$P < 0.001$	$P < 0.001$	$0.05 < P < 0.1$



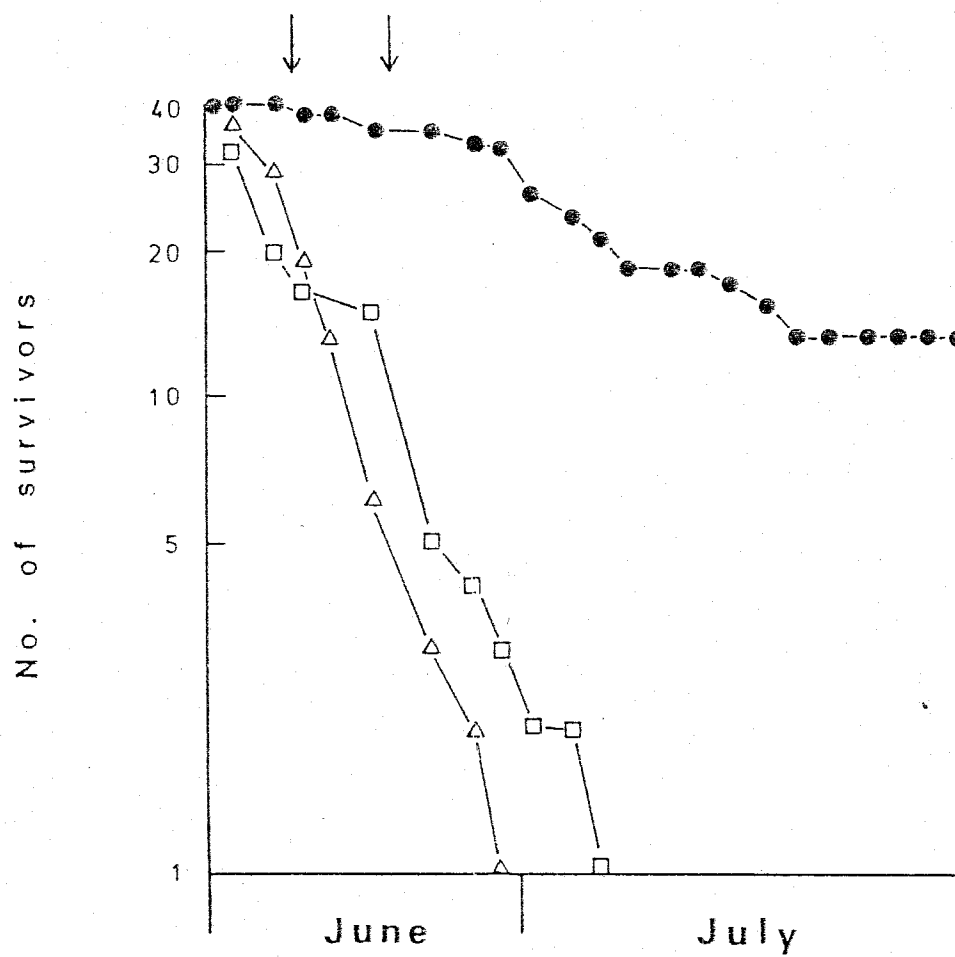


図 4-6. 野外実験 2 の各株での残存幼虫個体数の経時的変化。(●-)、捕食者除去株；(△-)、(□-)、対照株。矢印は大雨を示す。

に作用する死亡要因としては捕食者が極めて重要な役割を果たしていることが明らかになった。

### 寄生

2種類の寄生蜂、Watanabeia afissae と Pediobius faveolatus による寄生率は低く、両種合わせて5年間に調査地Aで0.5-4.5% (平均2.6%)、調査地Fで1.8-11.5% (平均5.6%) であった。また、その作用については何らの密度依存性も検出されなかった。すなわち、寄生は本種の生存過程においては、捕食などに比べはるかに影響の小さい二次的な死亡要因であると考えられる。

### その他の要因

捕食圧の低い下流の調査地Aではしばしば個体群密度が局所的に高くなり、成虫羽化前に一部の株が完全に食いつくされ食物不足による幼虫の死亡が観察された。また、6月の梅雨による洪水は川岸近くに生えているアサミに大きな被害を与え、それに依存している卵や幼虫の個体群を消失させることがある。事実、1979年の6月末におこった大規模な洪水で、調査地Fの幼虫個体数は大幅に減少した(図4-1参照)。

### C) 新羽化成虫

既に示したように、Jolly-Seber法で推定した新成虫の日あたり平均生存率には調査期間を通し個体群間で明瞭な差はなかったにもかかわらず、羽化から繁殖期までの新成虫の生存率は、調査地Fの方が常に調査地Aに比べて高い値を示した(図2-3参照)。成虫

の羽化時期が早い下流の調査地では上流域に比べ、羽化後越冬までの期間が長くなる。このため、新成虫の日あたり生存率に差がないならば、突発的な死亡・分散がない限り、越冬までの生存率は越冬前期間の長さに依存して低くなると予想される。両調査地における羽化後の各半月での新成虫の消失個体数と翌年までの生存数を図4-7a-bに示した。この図から、翌春まで生存し、繁殖個体群に加入した個体のほとんどが、9月中旬以降に捕獲されていることがわかる。言い換えれば、繁殖に貢献した成虫は、その大部分が前年の9月中旬以降まで羽化した場所に滞在しているのである。新成虫は分散能力が極端に低く、多くの個体は越冬に入るまで羽化したアサミのバツケに留まる傾向がある。また翌春の最初の捕獲場所が調査地外であった例はほとんどないことから、9月中旬以前に消失した個体は、調査地外に移出したのではなく死亡したものと考えられる。以上の事実から、9月中旬まで滞在した個体は全て越冬に入るとみなしても大過はないであろう。この仮定を設けることによって、成虫羽化から越冬に入るまでの最大生存率が、9月15日まで存在した個体を全羽化数で割ることによって得られる。このようにして推定した越冬前期間の最大生存率は、1976年から1980年までの5年間に、調査地Aでそれぞれ45.0、45.7、22.5、40.6、31.8% (平均37.1%)であり、調査地Fでは59.6、57.9、39.8、36.3、55.0% (平均49.7%)であった。1978年と1979

Relative no. of adults disappeared (%)

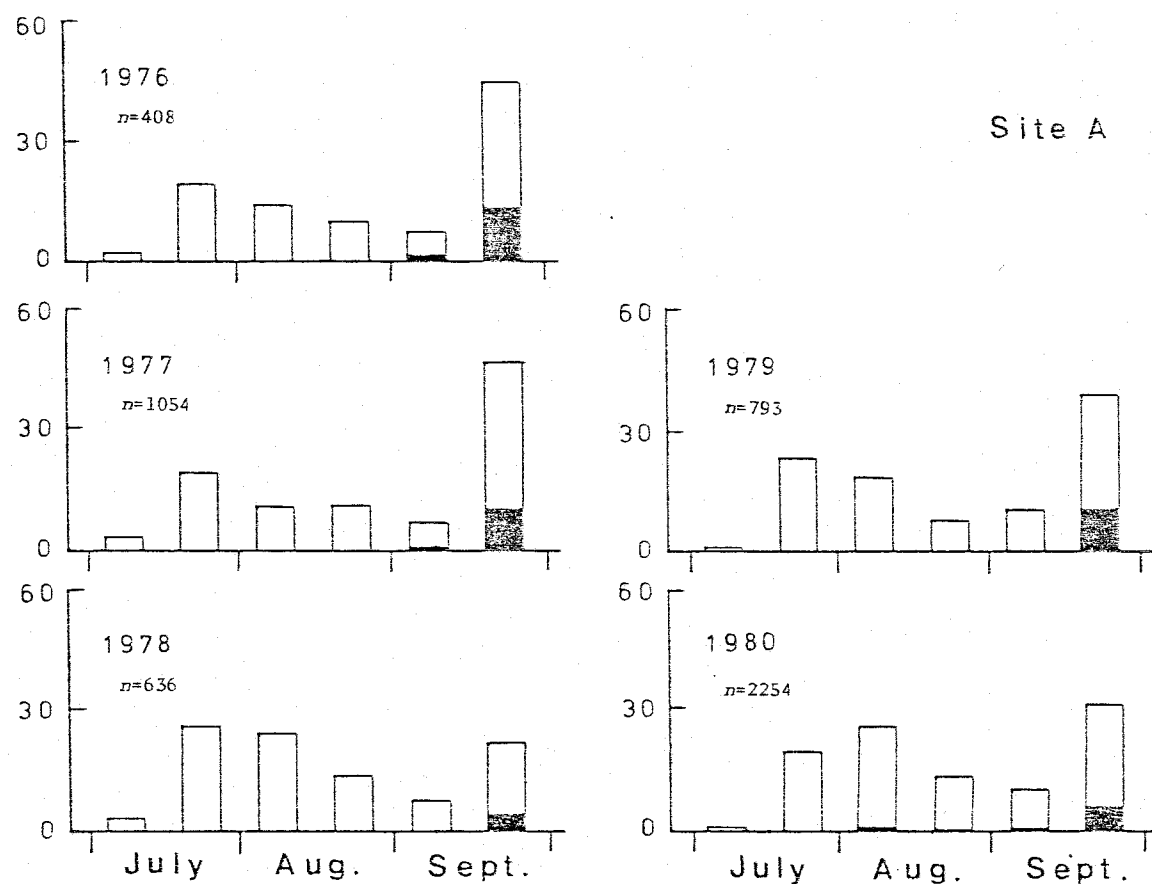


図4-7a. 成虫羽化後の各半月における新成虫消失数と翌年生存数(黒い部分)(調査地A)。ただし、9月後半以降に消失した個体は全てこの時点に含めた。

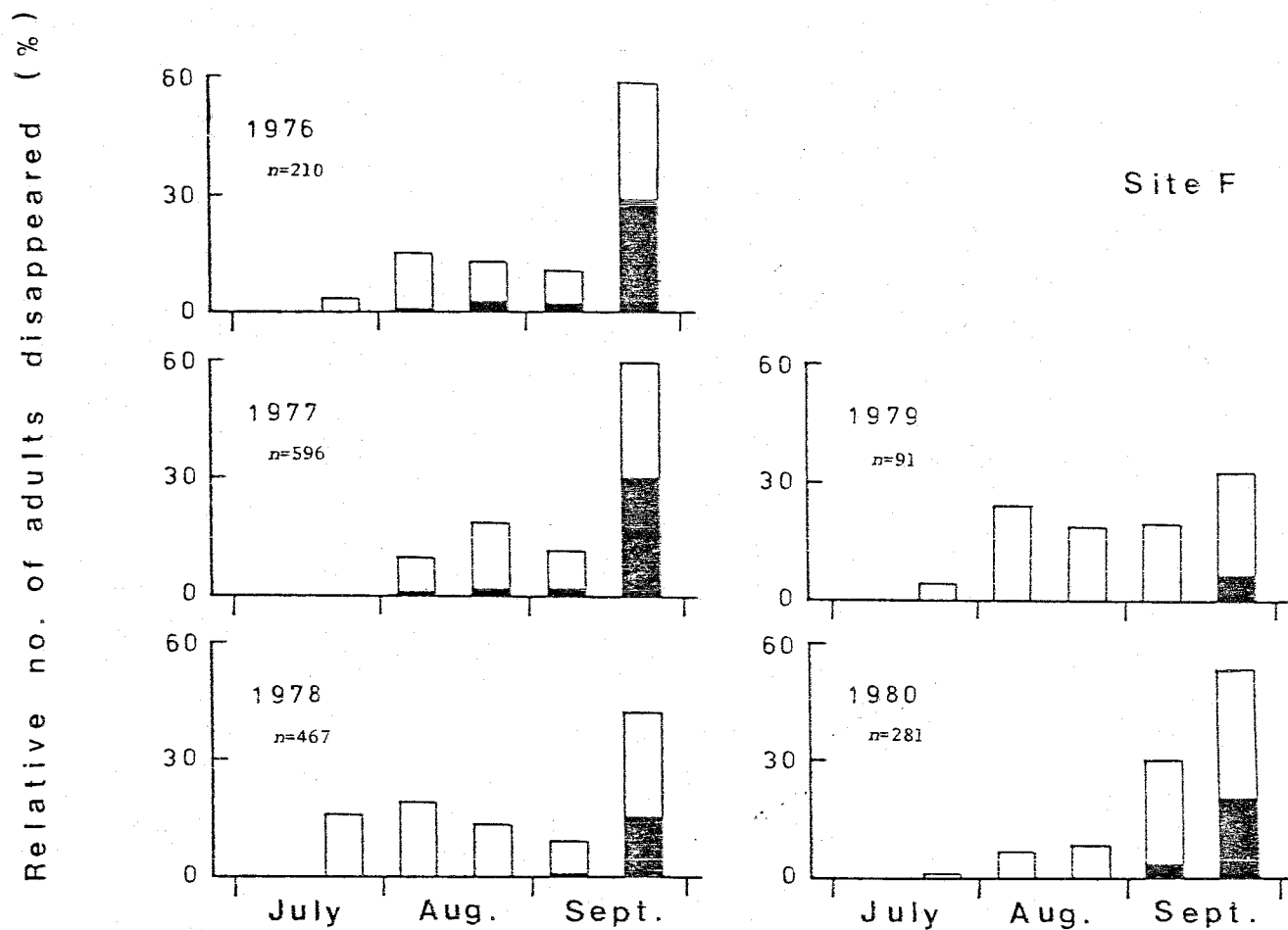


図4-7b. 成虫羽化後の各半月における新成虫消失数と翌年生存数 (黒い部分) (調査地F)。ただし、9月後半以降に消失した個体は全てこの時点に含めた。

年の生存率の低下は、9月末の台風による洪水のためである。

9月中旬まで生き残り越冬に入ったと考えられる個体について、羽化から越冬までの期間の長さ(羽化日から最後の捕獲日までの長さ)を両生息地で比較した(図4-8)。上流の調査地Fでは新成虫の越冬前期間の平均が1978年を除くとほぼ45日未満であるのに対して、下流の調査地Aではほぼ70日にもなる。この越冬前期間の長さと生存率の値は、下流の生息地のように成虫羽化が早く、越冬前期間が延長する場所では生存率が低下するという予測を強く支持している。結局、成虫の羽化時期に依存した越冬前期間の長さが、この期間の新成虫の生存率のレベルを決定する最も重要な要因であると考えられる。

新成虫はまた表4-2に示したクモ類による捕食を受ける。5年間に調査地AとFで、それぞれ21例および9例のクモによる捕食を実際に観察した。

#### α) 越冬期の成虫

新成虫の分散能力は極端に低く、そのため越冬場所は羽化したアザミのパッチの根際付近の枯葉の下や土の空隙などと考えられる。越冬中の死亡個体数は越冬前期間に比べるとかなり少ないものであった(図4-7a-b参照)。しかし越冬前後の個体群の比較から、越冬中の死亡が体長や性比などの個体群の構造に影響することがわかった。新成虫と越冬後の繁殖成虫

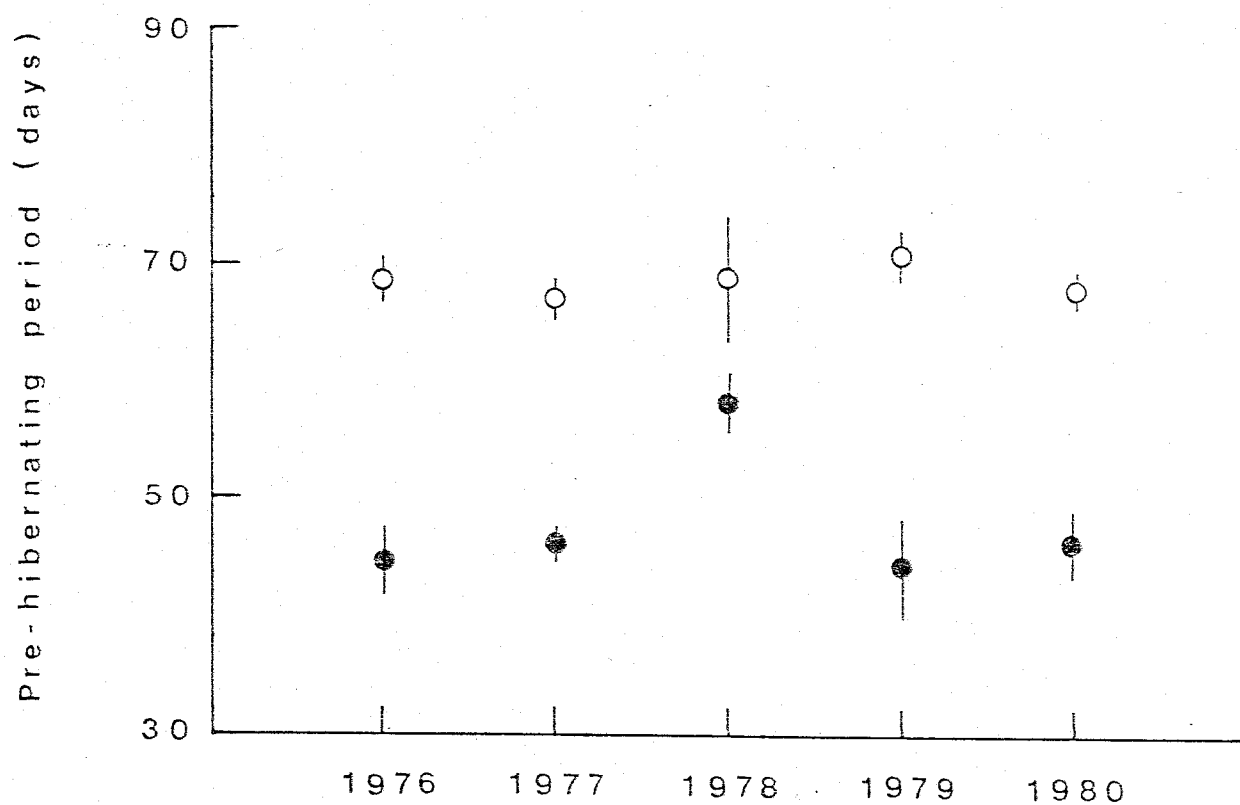


図4-8. 成虫羽化から越冬までの平均滞在期間(日数)。  
 (○)、調査地A；(●)、調査地F。縦線は95%信頼限界を示す。ただし、9月15日までに消失した個体は除外した。

の平均体長の年次変化を図4-9に示した。この図から、越冬後の個体群で平均体長が増加する傾向があることがわかる。特に、1978年から1979年にかけて、体長の増加は著しいものであった。越冬までの新成虫の平均体長には、大きな変化はみられなかったもので、越冬後の成虫の大型化は、越冬虫に作用する冬期死亡が小型の個体により強く働いた結果と思われる。1978年は特に両調査地ともにアザミの食害度が大きく、小型の羽化成虫の割合が高くなった年であった。同様に、性比(雌の比率)に関しても、越冬後の繁殖個体群の方が高くなる傾向がみられた。この越冬後の性比の上昇は、調査地でより顕著であった(表3-1a-b 参照)。越冬前後における性比のこのような変化は、本種の他地域の個体群でも知られている(白井 1980; Sawada & Ohgushi unpublished)。つまり、冬期死亡要因の作用が小型の個体や雄成虫により強く働くために、個体群の質的構造は越冬後の繁殖期に向けて、新成虫羽化時に比べ体のサイズがより大きく雌の割合がより高いものに変化するのである。

#### e) 越冬後の繁殖成虫

越冬後の成虫の平均日あたり生存率は新成虫に比べてやや低い値を示したが、調査期間を通して個体群間に大きな差は認められなかった(表2-2参照)。しかし、越冬成虫の寿命は、下流から上流にかけて長くなる傾向を見せた。この寿命の個体群間の変異



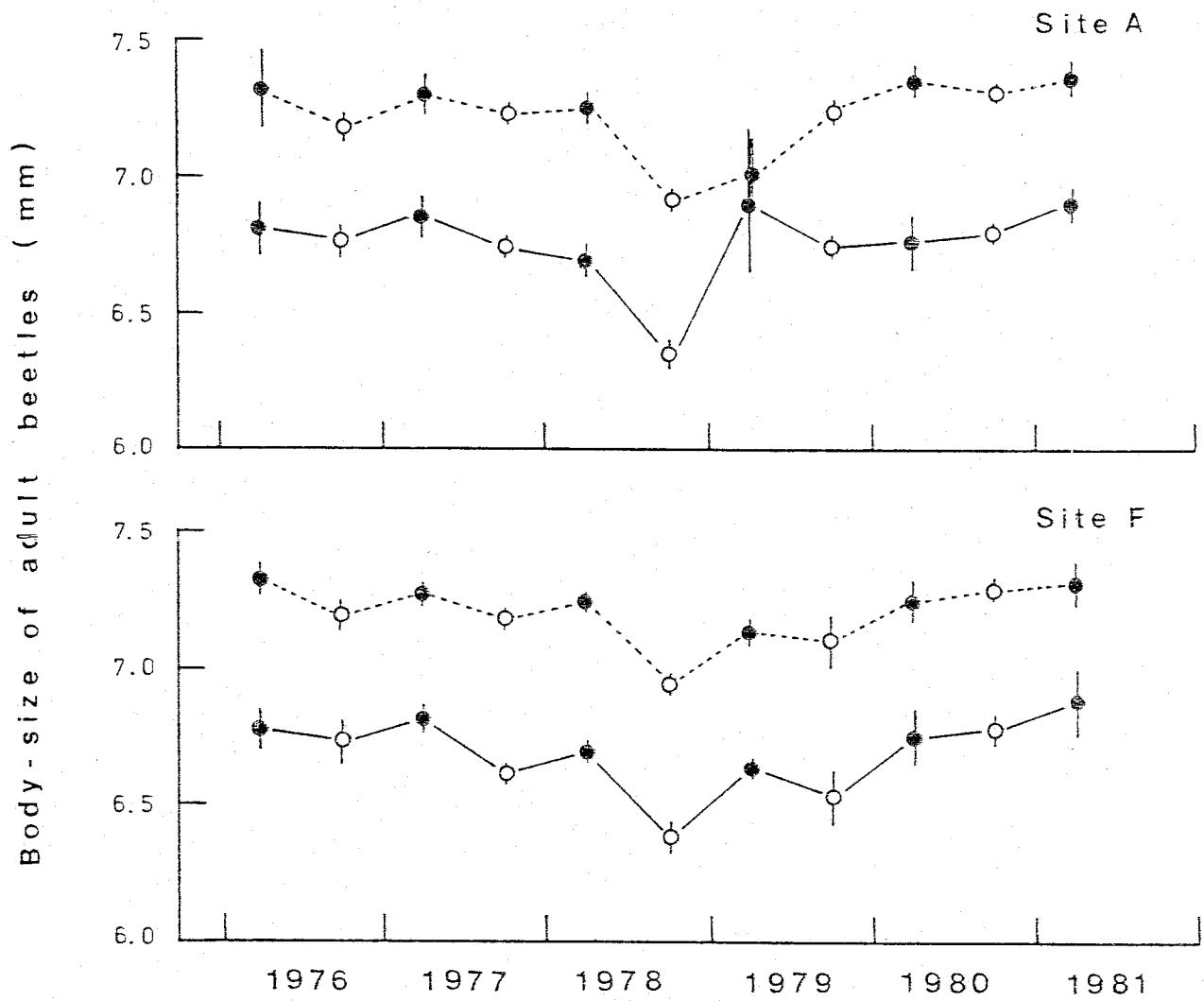


図4-9. 越冬成虫(●)と新成虫(○)の平均体調の年次変化。

実線：雄成虫； 破線：雌成虫。 縦線は95%信頼限界を示す。

の原因について調べるために、両調査地における Jolly-Seber 法で推定した成虫の 10 日あたりの生存率の季節変化を図 4-10 に示した。越冬成虫の生存率は両個体群で明らかに異なる季節的变化を示した。調査地 A では生存率は季節の進行とともに単調に減少しているのに対し、調査地 F では 6 月中旬までは同様に減少しているが、その後生存率は再び上昇する傾向を示した。調査地 A では 7 月中旬までに大部分の越冬成虫が死亡しているのに対し、調査地 F では毎年 9 月以降になっても生存している個体があり、さらに 2 回越冬を行う個体もみられる。このことから、上流の調査地 F でみられた越冬成虫のより長い寿命は、繁殖期の後半における生存率の上昇の結果によると思われる。両生息地でみられた生存率の季節変化の違いについては、単に高温や強い日射という真夏の気象条件では説明できない。なぜなら、7 月に曇天続きで冷夏であった 1980 年にも調査地 A での生存率の回復はみられず、例年と同様に一貫して減少していたからである。

繁殖成虫個体群はまた、6 月の梅雨による大規模な洪水によって、大きなロスをこうむる場合がある。たとえば、1979 年の 6 月末の大規模な洪水により、調査地 A では大部分の繁殖成虫が消失したために、産卵は異常に早く終了してしまった。この時、調査地 F では幼虫個体群には大きな被害がみられたが、成虫の生存率はほとんど影響を受けなかった。

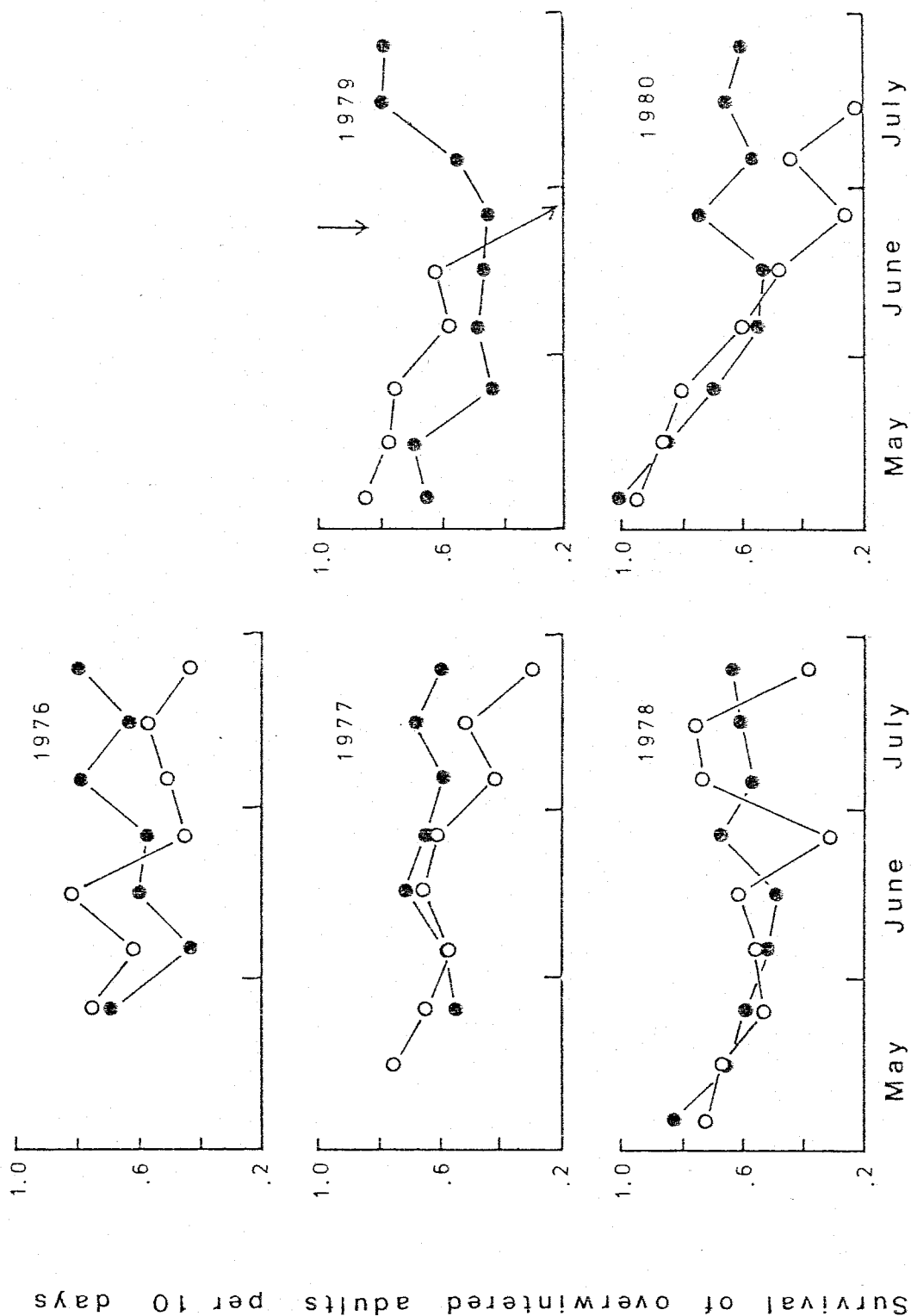


図4-10. 越冬成虫の10日あたり生存率の季節変化 (Jolly-Seber法による推定).  
 (○-)、調査地A; (●-)、調査地B。矢印は洪水を示す。

繁殖期の成虫もまた新成虫同様クモ類の捕食を受ける(表4-2)。5年間に調査地Aで14例、調査地下で43例のクモによる捕食を観察した。

#### 4. 環境要因の季節性

##### a) 捕食の時期特異的作用

既に述べたように、調査地下での捕食による卵期死亡の割合は、産卵期の前半(5月中旬から6月中旬)において特に高い(図4-4b参照)。しかし後半になると捕食者密度は急に低下し、その結果フ化率の上昇がみられる。これに対し、捕食圧の低い調査地Aでは繁殖期を通しこのようなフ化率の明確な季節変化はなく、比較的一定である。これらの事実は、卵や若令幼虫に対する捕食作用が著しく時期特異的であることを示している。卵・幼虫期での最も重要な捕食者であるコブハサミムシのアサミ上での出現時期はほぼ繁殖前期に限られており、そのため後半に生まれた個体はハサミムシに出合うことは稀で、その大きな捕食圧から逃れている(図4-11)。捕食圧のより大きな上流の生息地では、卵・幼虫の季節消長パターンがこの時期特異的な捕食作用によって、成虫の平均的な羽化時期が遅れることになる。その結果、このような生息地では新成虫の越冬前期間が短縮し、既に述べた理由によって羽化から越冬までの新成虫生存率が高くなる。

##### b) 気象要因と洪水

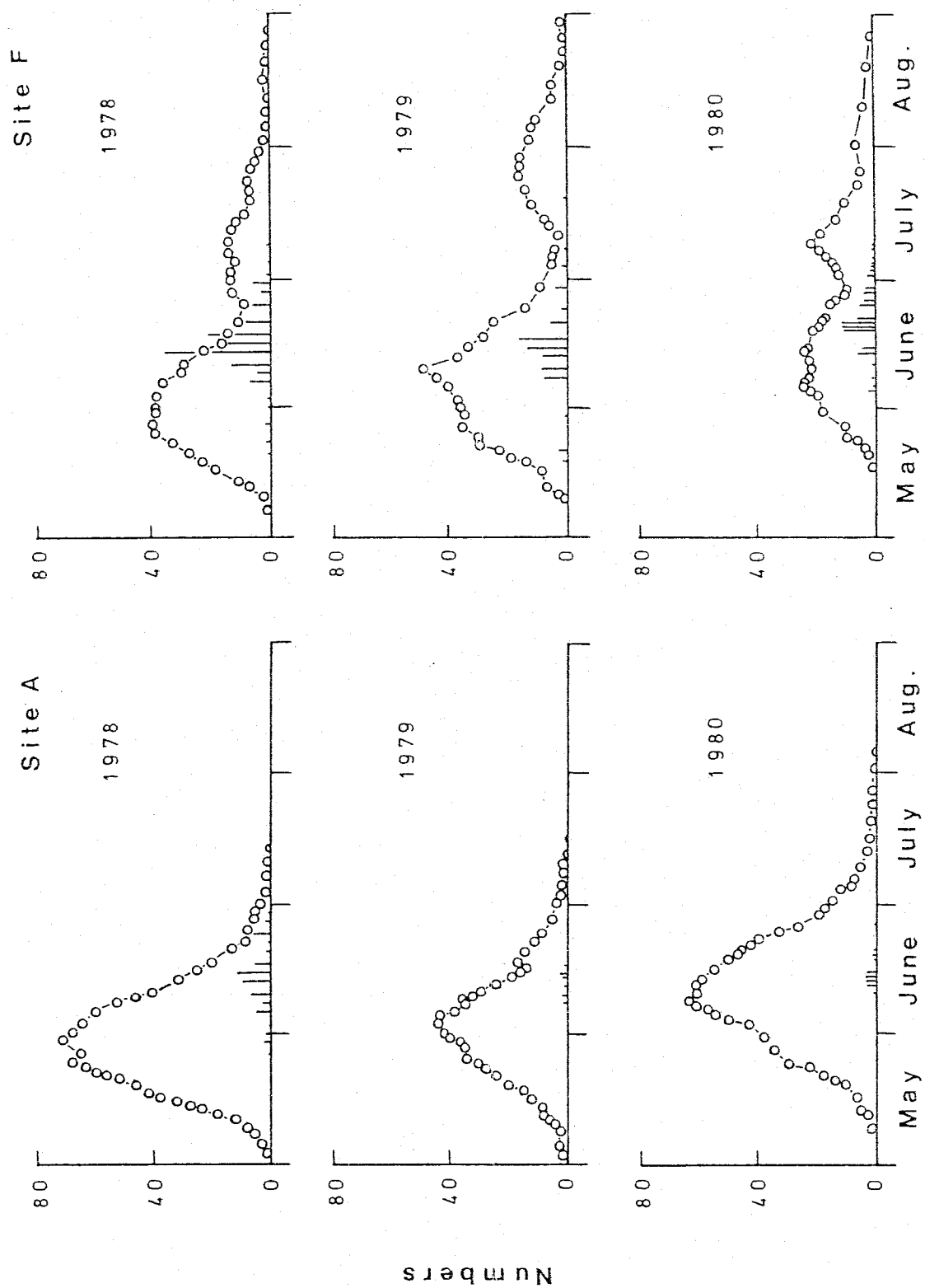


図4-11. テントウムシの存在卵塊数(○)とアサミ株上でのハサミ個体数(縦線)の関係。両者ともにアサミ100基あたりの個体数で表わす。

越冬前期間を通しての新成虫の生存率のレベルがこの期間の長さに依存して場所ごとに変化することは既に述べたが、図4-12にはこの期間における10日ごとの新成虫の生存率の季節変化について調べた結果を示す。この図から、1980年を除くと羽化の初期、つまり7月中旬から8月上旬にかけての生存率は8月中旬以降に比べかなり低いことがわかる。この羽化初期での低い生存率は、羽化直後の成虫に強く働く真夏の高温や強い日射などの厳しい気象条件によるものと思われる。なせなら、調査期間中7・8月の平均気温が最も高かった1978年には生存率の低下もまた顕著であり、逆に例外的な冷夏で毎日曇天が続いた1980年には初期の生存率の低下がみられなかったからである。同様に越冬期の死亡の多くは低温などの冬の気象ストレスによるものと思われる。前述のように、この越冬期死亡率は小型の個体や雄成虫でより大きく、そのために越冬前後で成虫個体群の質的構造が変化する。

川の流域という生息場所に特有の、突発的な攪乱要因である洪水もまた個体群に対して大きな被害を与えることがある。実際に、1978年と1979年の秋に來襲した台風による大規模な洪水のために、その時の新成虫生存率はかなり低下した(図4-12参照)。さらに、1979年の洪水は寄主植物であるアサミ個体群にも大きな被害を与えた(図3-2参照)。また、6月の梅雨による洪水のために、川岸近くのアサミに依

Survival of newly-emerged adults per 10 days

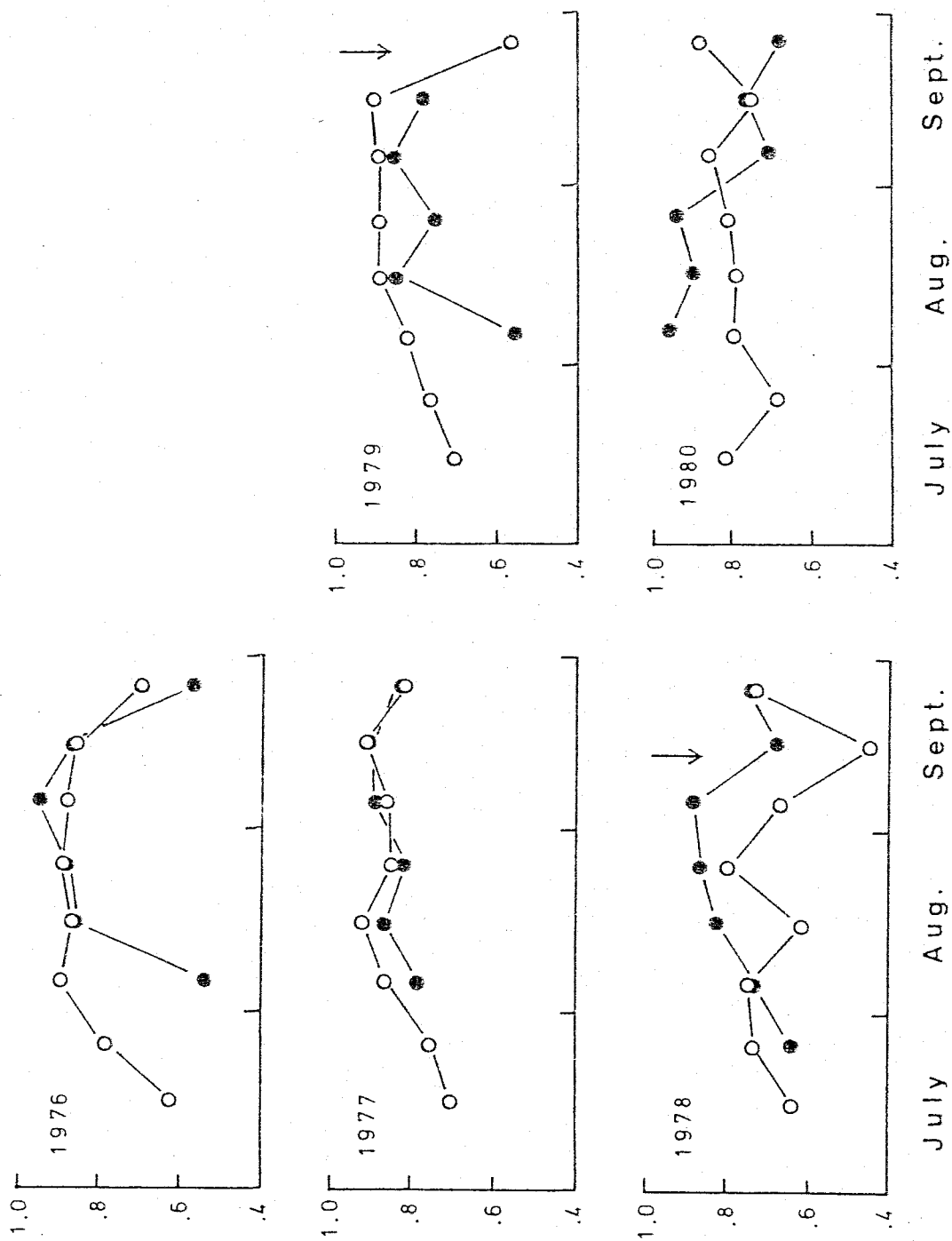


図4-12. 新成虫の10日あたり生存率の季節変化 (Jolly-Seber法により推定).  
(-o-)、調査地A; (-●-)、調査地F. 矢印は洪水を示す.

存しているテントウムシ個体群は、被害を受けるが、既にみたように、その程度は調査地の特徴やテントウムシの発育段階によって大きく変わる。

### C) 食物資源の季節変化

第3章で明らかになったように、本種は食物資源であるカカリアサミ個体群の変動に対して動的平衡を保ちつつ存続しているので、個体群過程においてこの寄主植物の時間的・空間的な存在様式は極めて重要な意味を持つ。そこで、まずカカリアサミの発育経過について調べてみよう。カカリアサミの発育を評価するために、株の高さの季節的变化を図4-13に示した。このアサミは調査地域では4月中旬に出芽し、新葉を展開しつつ6月下旬まで急速に成長する。その後はゆっくりと高さを増し、8月中旬には1.5-1.8mくらいに達する。この頃からつぼみをつけはじめ、順次開花する。しかし、8月上旬より下部の葉から自然枯死が進行する。

次に、利用可能な食物量の季節変化を調べる目的で、各調査ごとに全てのアサミ株について食害レベルを肉眼で5段階に分類した。食害度1から食害度5までは、それぞれ全葉面積の0-20%、20-40%、40-60%、60-80%、80-100%の食害に対応している。丙生息地での6月下旬と9月上旬の食害度について、その頻度分布を図4-14a-bに示した。両調査地ともに、産卵期間中はその後半に相当する6月下旬になって



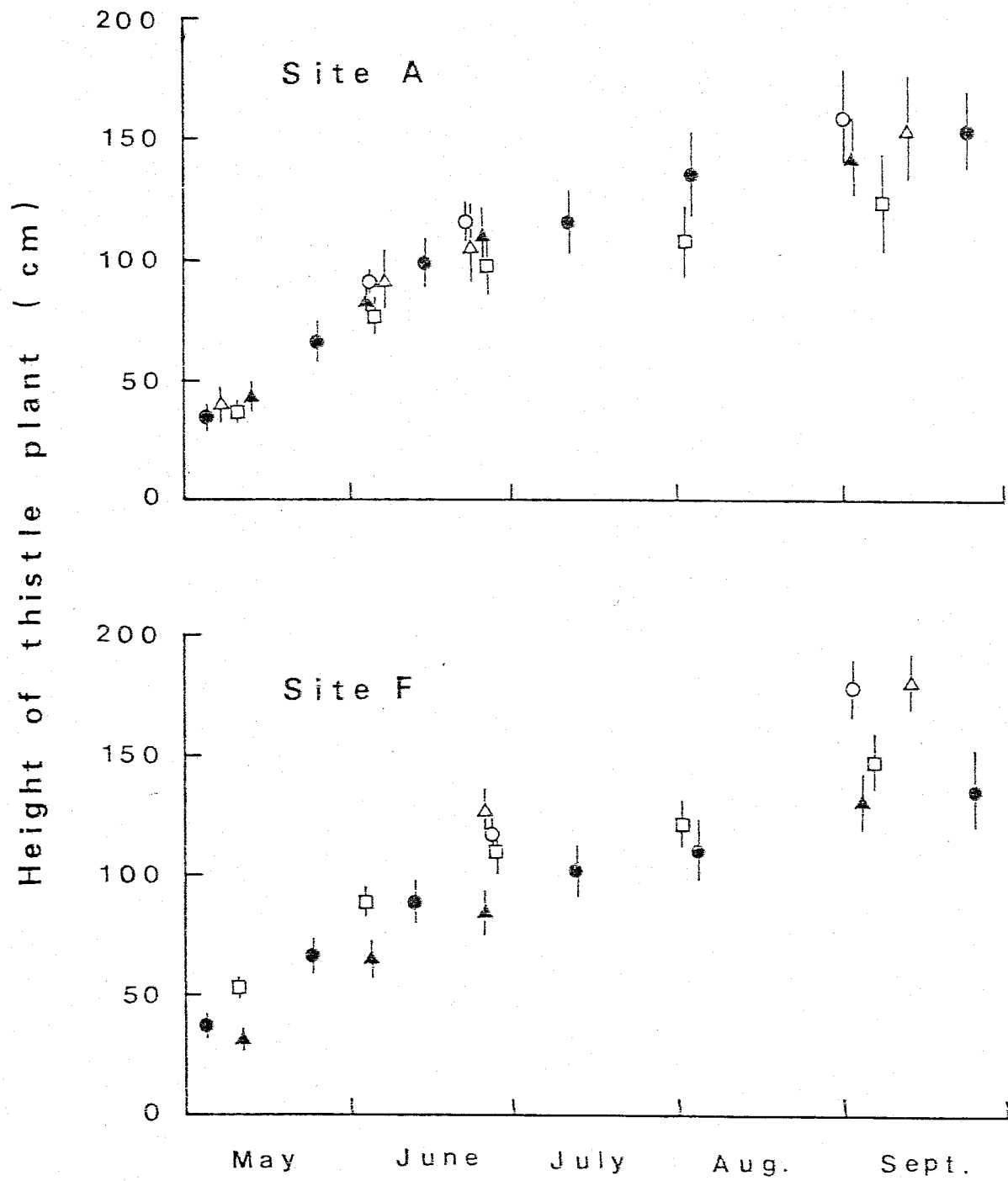


図4-13. アサミ株の高さの季節変化。(○)、1976年; (△)、1977年; (□)、1978年; (●)、1979年; (▲)、1980年、縦線は95%信頼限界を示す。

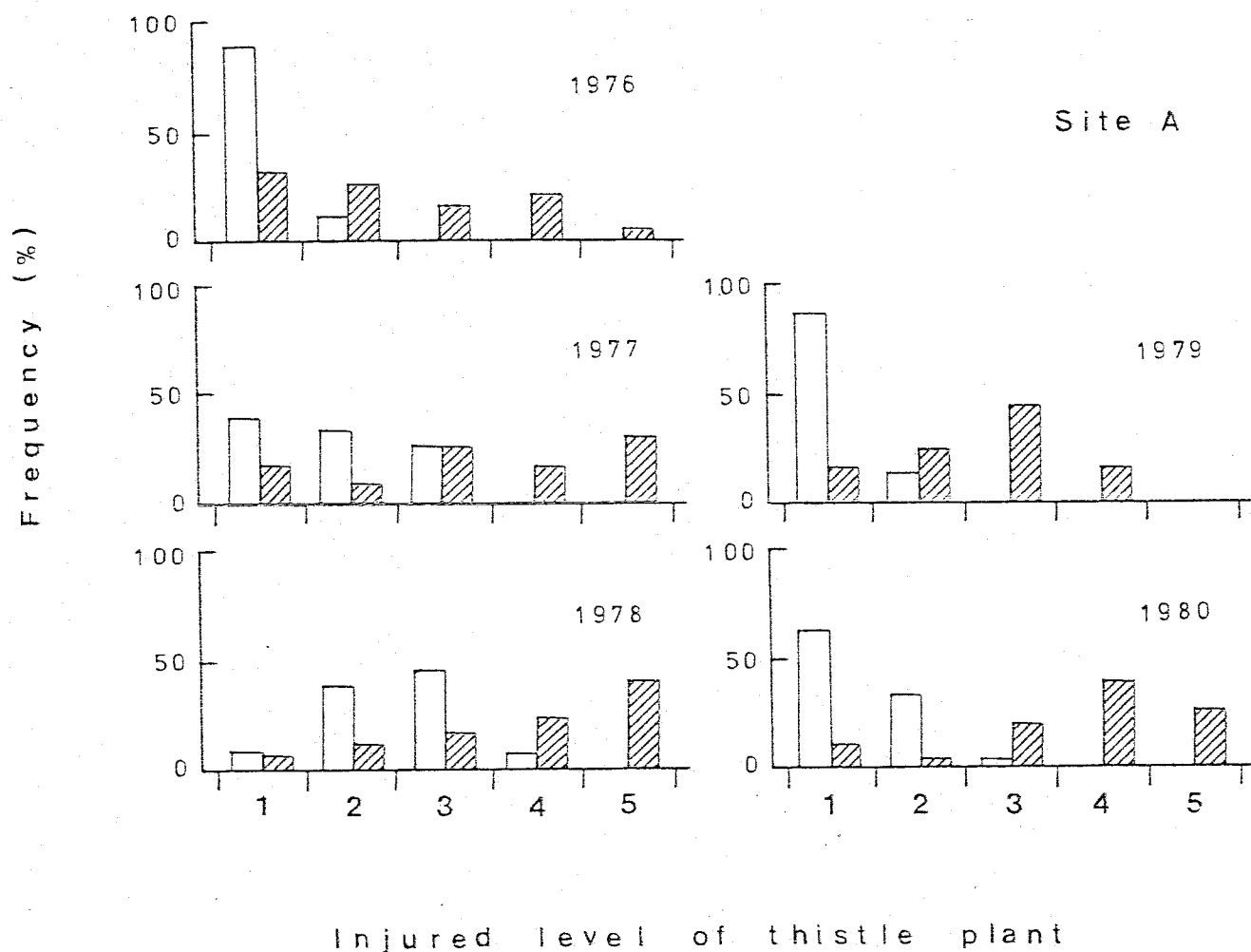


図4-14a. アサミ株の食害度の頻度分布(調査地A)。(□)、6月下旬;  
(▨)、9月上旬。食害度1-5はそれぞれ全葉面積の0-20、  
20-40、40-60、60-80、80-100%食害を表わす。

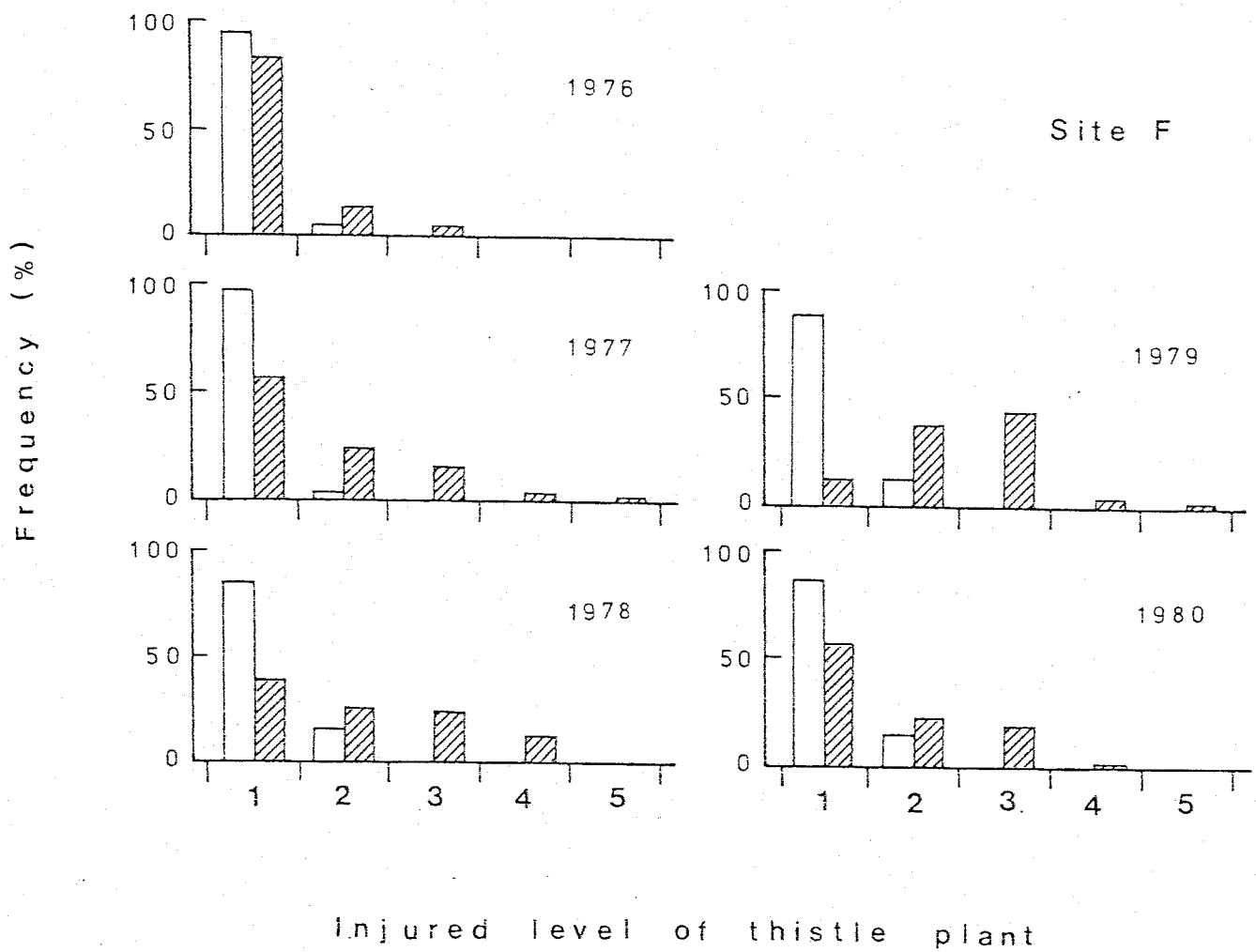


図4-14b. アサミ株の食害度の頻度分布(調査地F). (□). 6月下旬 ; (▨). 9月上旬. 詳しくは 図4-14a を参照.

も激しい食害はほとんどみられず、上流の調査地下では大部分の株が食害度2以下であった。しかし、その後幼虫の発育とともに摂食量が増大するにつれて、個体群密度の高い調査地Aでは食害が目立つようになる。そのため、成虫羽化時において葉を食いつくされた株も認められ、9月上旬になると全体的にも食害レベルはかなり高くなる。しかし、食害度の株ごとの変異は大きく、完全に食いつくされた株からほとんど食害を受けていない株まで同時に存在する。一方、捕食圧が大きく個体群密度が低く保たれている調査地Fでは、9月上旬になっても食害は比較的軽いままにとどまっている。しかしアサミ自身の成熟によって、8月上旬以降下部の葉から自然枯死が進行するため、摂食可能な葉の絶対量はこの図から考えられるよりもはるかに少ないものである。また本種はアサミの葉の表皮や肋部は摂食せず、鱗翅目の幼虫やハムシなどの葉を組織ごと摂食する昆虫に比べて利用できる部分はかなり少ない。片倉ら(1977)は成虫の摂食量を推定し、摂食可能な部分は乾重量になおして葉の全体の26.5%にすぎないことを報告している。これらの事実、越冬前期間において利用できる資源量のレベルがかなり低く、季節の進行とともに単調に低下することを示している。食物資源の季節変化についてはその質的変化も考慮する必要がある。特に越冬前期間は摂食可能な葉の絶対量の減少に加えて、葉の老化に伴う硬化や栄養

成分の低下も進行すると思われる。食物資源としての質の指標となるアミノ酸含有量は、新葉を展開する5月以降一貫して減少し、特に食害度の高い株でこの傾向が強いことがわかった(大串、未発表)。このような、季節に依存した食物資源の量的減少と質的低下によるストレスの影響を調べるために、新成虫羽化時の体長を羽化時期別に比較した(図4-15a-b)。羽化成虫の体長は羽化時期の進行とともに明らかに減少した。この成虫サイズの小型化の傾向は、資源量に対する個体群密度のより高い調査地Aで特に顕著であった。昆虫では一般に、高い温度の下で発育した個体は発育が促進されるので、産卵後期に生まれた個体の成虫サイズはより小さくなると考えられる。しかし、ここで示した羽化時期の進行に依存した成虫の小型化は、このような幼虫期の温度の違いでは説明できない。なぜなら、7・8月に低温の日が続いた1980年でも、調査地Aでは羽化後期の成虫の小型化が同様に認められたからである。これらの事実から、羽化時期に依存した成虫サイズの小型化は、幼虫期間のアサミ葉の食害によって生ずる種内競争の結果によるところが大きいと結論することができる。また、越冬期の死亡は小型の個体により強く作用するので、個体群密度の高い生息地では、羽化が遅れた個体の越冬死亡率は早く羽化した個体に比べかなり高くなると考えられる。

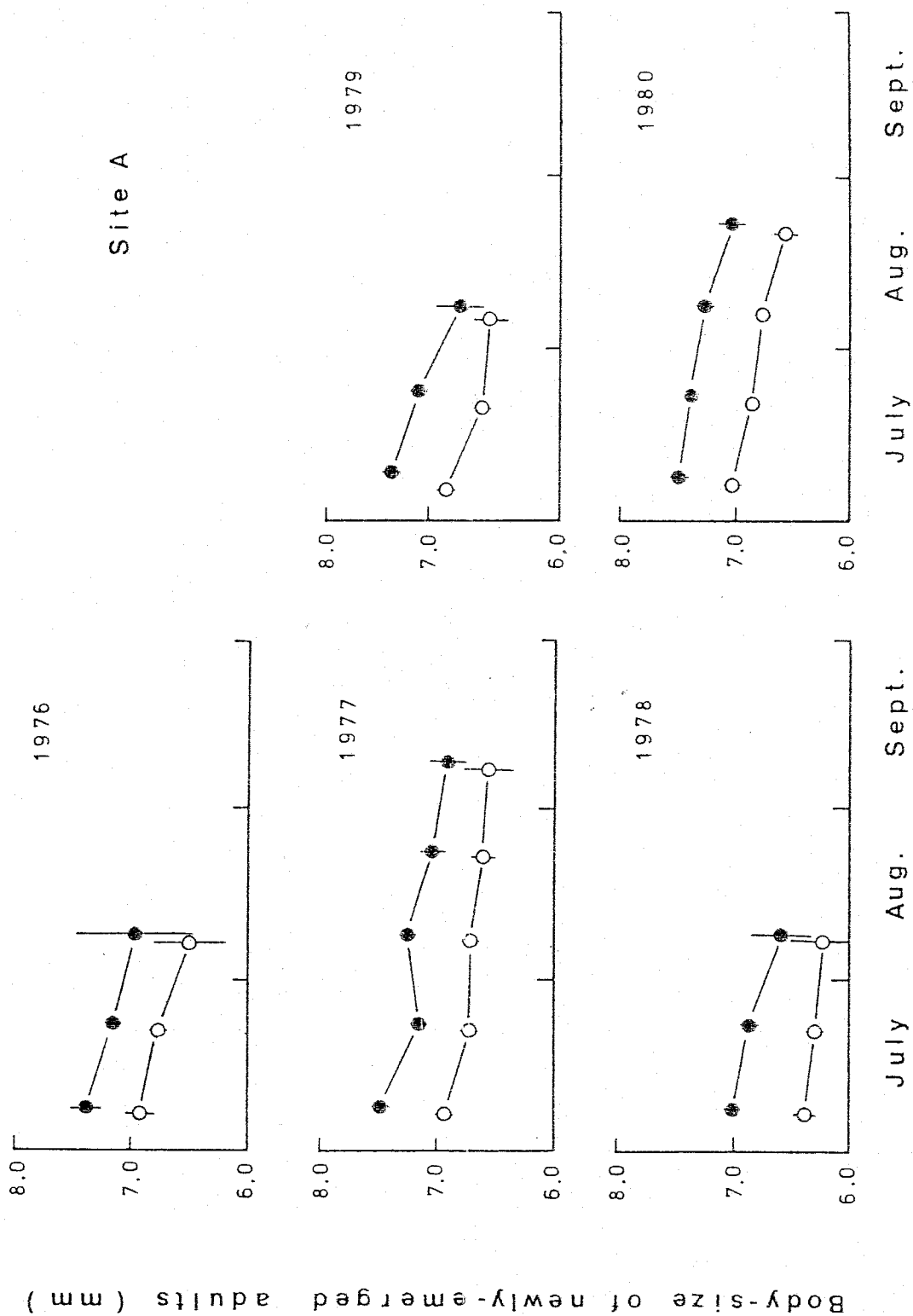


図4-15a. 成虫の羽化時期での平均体長(調査地A)。(○-)、雄成虫; (●-)、雌成虫。  
縦線は95%信頼限界を示す。

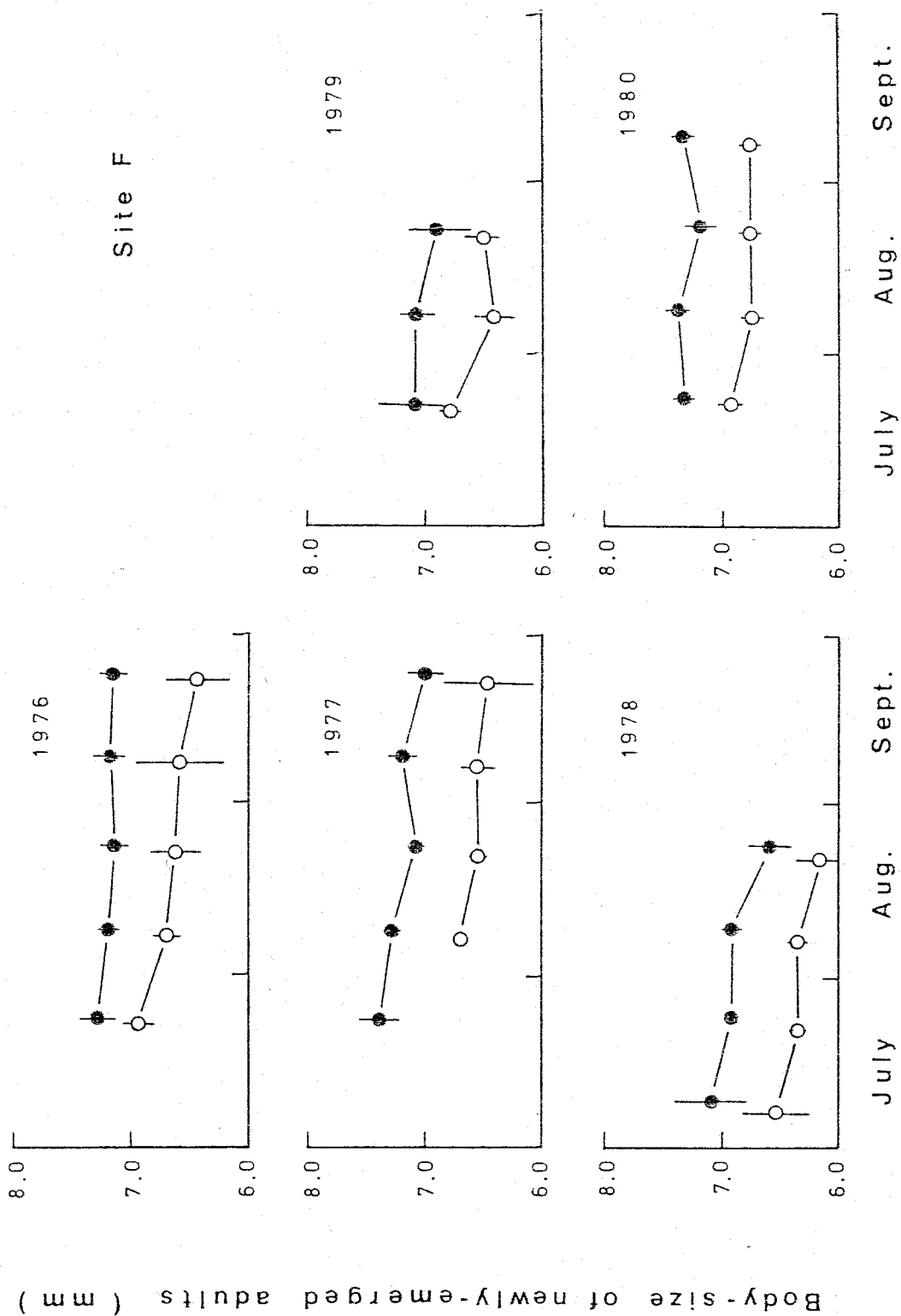


図4-15b. 成虫の羽化時期での平均体長(調査地F). (○-)、雄成虫; (●-)、雌成虫。  
縦線は95%信頼限界を示す。

## 論 議

### 個体群過程の基本構造

上に述べたように、本種の卵から繁殖成虫に至る各ステージの生存率のうち、明確な密度依存性を示したものはなかった。すなわち、卵から翌春の繁殖令までの個体群過程に順次働く環境要因は、発育段階の進行とともに個体群密度の年次変動幅をより大きくさせる攪乱要因として作用していた。一方、本種は成虫の繁殖過程において非常に効果的な密度調節機構を持っており、その結果、羽化成虫期に向けて増大した密度変動幅は産卵過程で再び圧縮され、卵密度は資源量に対して毎年ほぼ一定の値に保たれることになる。結局、本種の個体群過程は基本的に、密度依存的個体数調節安定化機構が顕著に働く繁殖成虫期と、密度独立的な外的環境要因による個体群の攪乱・不安定化が進む卵期以降繁殖成虫期までの生存過程という二つの全く対照的な過程によって構成されていると結論できる。

### 個体群の動態特性と環境要因の季節性

本種の生活環を通して作用する主な環境要因と食物資源の季節変化、下流・上流域での地域個体群の生活史特性を図4-16に模式的に示した。季節的に働く環境要因は、毎年規則的に作用し、その強さも比較的安定な要因 (regular seasonal harshness) と突発的に



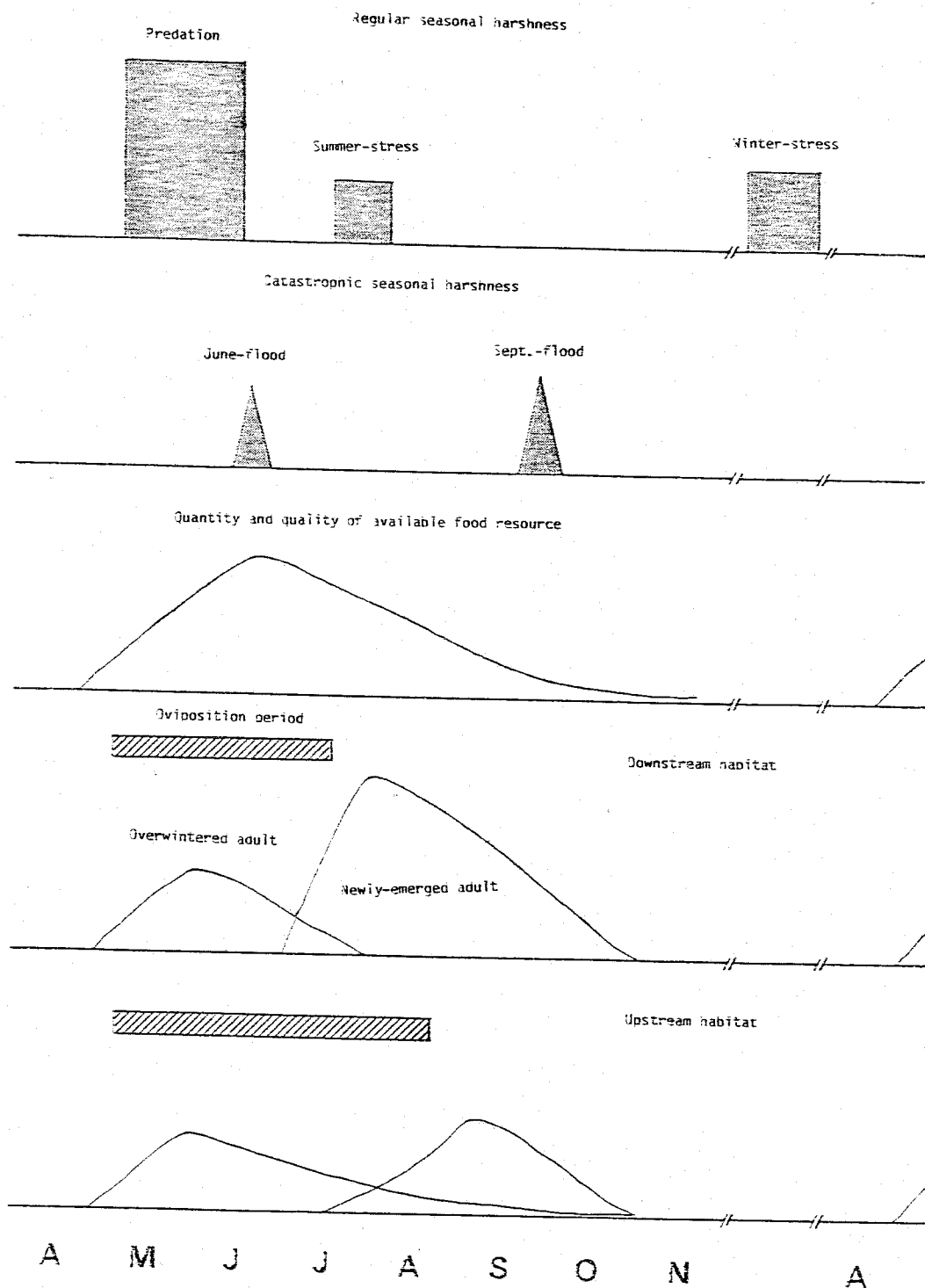


図4-16. 環境要因と食物資源の季節変化および各個体群の生活史パターンの特性を示す模式図。

生じ、その規模にも年次によって大きな変異がみられる要因 (catastrophic seasonal harshness) の二つのタイプに分けられる。規則的な季節要因には、卵・幼虫期の最も重要な死亡要因である捕食と、季節の周期的変化に対応した夏・冬の気候的ストレスが含まれる。一方、突発的に生じる攪乱要因の代表は、川岸に特有の、6月の梅雨と9月の台風によっておこる洪水である。本種の食物資源としてのアザミ葉の量および質もまた独自の季節変化を示す。すなわち、老令幼虫の個体数が増加する6月中旬以降、摂食量の顕著な増大とアザミ自身の枯死によって、食物として利用できる葉の絶対量の減少と質の低下が進行するため、越冬前期間は本種の生活環を通して資源のストレスが最も厳しい時期となる。地域個体群の生活史特性については、第2章で明らかになったように、下流から上流にかけて繁殖成虫の寿命、産卵期間、新成虫の羽化時期および加入パターンがそれぞれ図に示したように特定の傾向を持って変化している。

このように、本種の生存過程に関与する外的要因は、食物資源を含めそれぞれはっきりした季節変化を示し、また地域個体群の生活史特性にも下流から上流にかけて特定の傾向変異が認められた。そこで、各生息地に特徴づけられた環境要因の季節的作用と生活史特性が、地域個体群の動態特性にどのような影響を与えているのかを、空間的・時間的両側面から検討してみよう。そのために、まず各地域個体群の

動態を比較することによって、生活史特性が個体群の動態を特徴づける基本パラメータに与える影響を評価し、次いで個体群内で出生時期を異にするコホートが生存過程で受ける環境要因の作用を比較することによって、季節的に変化する死亡要因の役割を明らかにすることにする。

#### a) 地域個体群の動態特性の比較

第3章で述べたように、食物資源量に対する卵密度には両生息地で有意差は認められなかったのに対し、成虫羽化時になると調査地Aの方がFに比べてその個体群密度ははるかに高くなり、一部の株では食いつくしもみられた。図4-1で明らかなように、この新成虫密度の顕著な相違は卵から新成虫羽化までの生存率の差によるものである。とりわけ、卵・若令幼虫期の死亡要因として重要な捕食圧の強さが、各生息地での新成虫期の個体群レベルを決定する主要因であると考えられる。同様に、越冬成虫数に対する新成虫数の割合で表わした羽化までの増殖率の大きな違いに関しても(図2-2参照)、やはりこの両調査地での捕食圧の違いによって説明可能である。

このように、新成虫の個体群密度と増殖率については、捕食圧の違いを反映して下流の調査地の方が常に高い値を示したが、もう一つの基本パラメータである成虫羽化から越冬後の繁殖期までの生存率については逆に下流の方が低かった。この期間の成虫

生存率は越冬までの生存率と越冬中のその二つに分けることができる。成虫羽化から越冬までの生存率は通常この期間の長さに依存して低下するので、羽化時期の遅れにより越冬前期間がより短くなる上流域の方が下流域に比べて新成虫生存率はより高くなって当然である。この上流域での羽化時期の遅れは、気象要因の影響よりもむしろ個体群の特性である長い産卵期間と繁殖期の前半に強く働く捕食の時期特異的作用の結果であると考えられる。一方、越冬期間中の死亡は主に低温などの気候ストレスによるもので、これは個体の生理的条件、つまり脂肪体などの越冬のためのエネルギーの貯蔵量に密接に関連しているものと推測される。特に食害レベルのより高い調査地Aでは、後半に羽化してくる成虫のサイズ低下が顕著で、さらに小型の個体の越冬期死亡率はより高いことが明らかになった。また、このような食物条件のより不適な下流の生息地で越冬前期間を過ごした成虫は、越冬のためのエネルギー貯蔵が十分できない可能性もある。事実、越冬虫の生存率もまた上流域の方が高いものであった(図4-7a-b参照)。

羽化直後の成虫に対する真夏の高温や強い日射などの気候的ストレスの影響は、個体群の羽化特性に大きく依存している。つまり、下流域では羽化開始後、新成虫の個体数は急激に増加し7月下旬にはピークに達する。このため、大部分の新成虫にとって

羽化時期がこの夏のストレスの時期と一致する。これに対し、上流域では既に述べたように羽化時期が遅れるため、このストレスの影響を直接受けるのは比較的早く羽化した一部の個体のみに限られる。

#### b) 出生時期を異にするコホートの生存過程

本種の繁殖期間は比較的長く、上流域では4ヶ月近くに及ぶこともある。このため、繁殖期の前半に生まれた集団(第1コホート)と後半に生まれた集団(第2コホート)とでは時間的ズレが大きく、その後の生存過程での季節要因の作用が異なるものと考えられる。そこで、次にこの出生時期の異なる二つのコホートについて、繁殖ステージまでの生存率に關与する環境要因の季節的作用の役割を検討してみよう。

卵・若令幼虫期の最も重要な死亡要因である捕食者の出現時期は、テントウムシの繁殖時期に比べて短く、かつその前半に偏る傾向を示した(図4-11参照)。そのため、前半に生まれた第1コホートは発育期が捕食者の出現時期と大きく重なり、その影響を直接受けるが、第2コホートは捕食者密度が著しく低下してから出現するので、強い捕食圧から逃れることができる。しかし、繁殖末期になると、フ化できずに死亡する卵が増加してフ化率は再び低下する傾向がある(図4-4a-b参照)。

羽化から翌春の繁殖期までの新成虫生存率は、越冬までの期間の長さとの間の資源ストレスの強さ

という二つの要因に大きく規定されている。どちらがより重要になるかは個体群密度のレベルによって異なる。強い捕食圧のため個体群密度が低く保たれ、資源悪化の程度が比較的軽い上流域では、生存率に対する越冬前期間の長さの貢献度がより大きくなり、この期間の短い第2コホートの方が生存率は高くなる。また食物資源のストレスは比較的小さいため、羽化成虫の小型化による越冬中の死亡も両コホート間で著しい差はない。これに対し、捕食圧が小さいため個体群密度が高くなる下流域では、資源ストレスがより厳しく、資源をめぐる種内競争が成虫羽化後の生存率により大きな影響を与えるようになる。ここでは、羽化が遅れる第2コホートは幼虫期において既にアサミの食いつくしによる餓死の危険があり、さらに食物資源の悪化により多くの羽化成虫が小型になり、その結果越冬中の生存率は大幅に低下する。このため越冬前期間はある程度長くなるにもかかわらず、第1コホートの方がこの間の生存率はむしろ高くなると思われる。

以上のように、本種の個体群過程に順次作用する季節的環境要因および個体群の生活史特性が、各個体群を特徴づける動態の基本的特性の決定に際し大きな役割を果たしていること、また環境要因の作用は個体群を構成する各成員にとって同一ではなく、生まれた時期によってあるいは資源量に対する個体群密度によってその程度が大きく異なることが明らか

になった。これらの事實は、温帯という明確な季節性に特徴づけられた環境に生息する昆虫の個体群動態の理解のために、個体群の生活史特性と環境要因の季節的作用の評価を全生活環にわたって行うことの必要性を示すものである。

## 第5章 繁殖戦略と個体数調節の機構

### はじめに

個体群の制御—密度依存過程による平衡の維持—は、個体群の維持存続を説明する基本的な概念であり、個体群動態論の基礎をなすものである。これまで、多くの野外での昆虫個体群について密度依存過程の存在が実証され(たとえば、Watt 1963; Clark 1964; Varley & Gradwell 1968; Harcourt 1971; Benson 1973)、さらに、個体群の調節は必ずしも資源の絶対的不足が生じるような高密度に達しなくても作用していること、その内容に関しては種内の個体間関係、密度依存的な増殖抑制過程が重要であることが示唆されている(Klomp 1966; Kuno & Hokyo 1970; Way & Cammell 1971)。しかし、従来の研究における密度依存過程の検出は、密度と死亡率あるいは増殖率との回帰関係からの推論の域を出ていない場合が多く、個体群の調節機構の内容とその作用機作の解明は不十分にしか行われていない。さらに回帰法から得られた統計的な密度依存性は、必ずしも即生物学的な因果関係を示すものではないのである(Royama 1977, 1981)。

このように、野外個体群の自然調節に関しては、これまで主に密度依存的な調節機構の有無という問題が論議の対象であった。しかし、個体群制御の本質を理解するためには、これだけでははなはだ不十分であり、特に次の二つの問題の究明が急務である



と思われる。まず、第一に、密度依存過程の具体的な内容を明らかにすることである。密度依存的な調節のメカニズムが理解されてはじめて生物的な因果関係を検討することが可能となるからである。第二に、このような調節機構の生態学的および適応的意義を明らかにすることである。個体群の自然制御は、個体群とそれを取り巻く環境との間に成立したシステムの基本的属性であり、種の適応戦略という長期的な視点からとらえねばならない (Lack 1954, 1965; MacArthur 1961; Orians 1962; Klomp 1966)。

このような観点から、ここでは、第3章で明らかになった資源量の変動に対する本種個体群の動的平衡を達成している制御の具体的なメカニズムを解明し、その適応的意義について考察する。

## 方 法

### 1. 野外個体群の調査方法

本章で主に扱う卵と成虫に関する野外での調査方法と、個体数の推定法については、これまでの章で詳しく述べた。

### 2. 野外での個体あたり産卵数の推定

本種の繁殖期間は3ヶ月以上に及ぶことから、その産卵数は成虫各個体の寿命や産卵様式の季節変化に大きく依存していると考えられる。そこで、その

詳細を明らかにするため、産卵期間の各10日間ごとに、総産卵数を Jolly-Seber 法で推定したその期間の雌成虫数で割って、10日間の個体あたり産卵数を推定した。第2章で示したように、本研究で得られた Jolly-Seber 法による個体数の推定値は非常に精度が高い。また卵についても、調査地内のアザミについては全株調査をしている上、捕食によって消失した卵塊も、葉の表面に残っている付着跡から、卵数を正確に数えることができたので、産卵された大部分の卵が発見されたものと思われる。したがって、野外の推定値ながら、この方法で得られた個体あたり実現産卵数の信頼度は高く、個体の産卵様式を正確に反映しているものと考えられる。

### 3. 卵巣発育の季節変化

Henosepilachna 属のテントウムシの雌成虫は、絶食条件下で飼育すると、すみやかに卵吸収をおこし、その結果卵巣は退化する (Kurihara 1975, 1981)。しかし、野外の繁殖過程での卵吸収の意義については全くわかっていない。そこで、本種にとっての卵吸収の意義を評価するために、その起こり方の季節変化を調べた。1981年、両調査地において、繁殖期間中5回にわたって雌成虫を10個体前後採集し、ただちに解剖を行って卵吸収の有無を確かめ、卵巣の発育状態を Kurihara (1975, 1981) の記述に従って分類した。

#### 4. 産卵様式に関する野外ケージ実験

1978年以來、野外条件下での可能産卵数、産卵の季節的消長、卵巢の発育状態に対する密度および寄主植物の影響などを調べるために、調査地Eの隣接地域で、野外ケージ実験を行った(図1-1参照)。実験に際しては、大きさおよび葉数のほぼ等しいアサミ株を選び、それらにナイロンゴースの袋をかけた。このようにして設置した各ケージに、それぞれ特定数の繁殖成虫を入れ、実験1と2に関してはその後ほぼ毎日調査を行い、産まれた卵塊と卵数を雌成虫が全て死亡するまで記録した。

##### (a) 実験1

この実験は、野外での産卵能力と、それに対する成虫密度の影響を調べるために行った。1978年5月、1対の繁殖成虫を入れたケージを5個、2、4、6対の成虫を入れたケージをそれぞれ1個設置し、各ケージでの日あたり産卵数を調べ、互いに比較した。

##### (b) 実験2

この実験は、産卵行動に対する寄主植物の状態、特に量的減少と質的低下の影響を調べるために行った。1978年5月、1対の繁殖成虫を入れたケージを3個設置した。そのうち2個のケージでは、実験開始後産卵の終了を確認してから1-2週間後に、成虫をまた食害を受けていない新しい株に移してその後

の産卵行動を調べた。3巻目のケージには、卵の捕食者であるコアハサミムシを2個体入れ、テントウムシの産卵のたびごとに捕食によって全ての卵が除去されるようにした。この実験で得られた総産卵数とその季節変化を、実験1の1対区の結果と比較した。

### (C) 実験3

この実験は、雌成虫の卵吸収に対する密度および寄主植物の影響を調べるために行った。1981年5月22日に、成虫密度の異なる6つのケージを設置した(表5-2参照)。実験開始後35日目の6月26日に生存していた雌成虫を全て回収し、ただちに解剖を行い、卵吸収の有無を確認し、その発育段階を Kurihara (1975, 1981) に従って分類した。

## 結 果

### 1. 産卵様式の季節変化

調査地AとFにおける、5年間の日あたり産卵数(100茎あたり密度)の季節的推移を図5-1a-bに示した。下流の調査地Aでは、雌成虫は越冬後1-2週間を経た5月上旬に産卵を開始し、7月中旬までには産卵をほぼ終了する。しかし、1976年と1977年には7月以降の産卵も多少認められた。一方、上流の調査地Fでは、産卵開始はやや遅れるものの、5月中旬までには始まっており、産卵期間は調査地Aに比べて延長

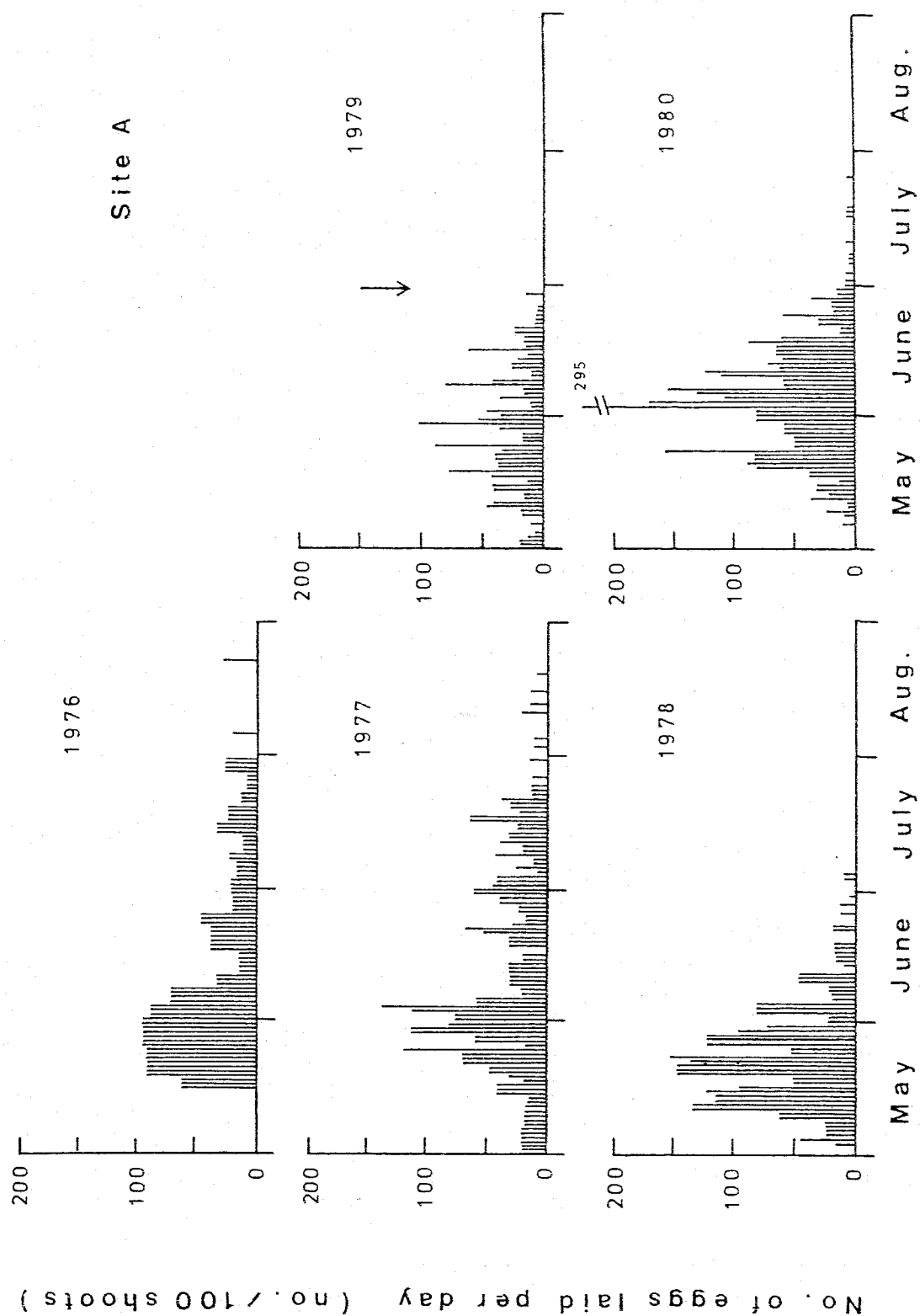


図5-1a. 日あたり産卵数 (7サミ100茎あたり) 卵数 (調査地下). 矢印は洪水を示す.

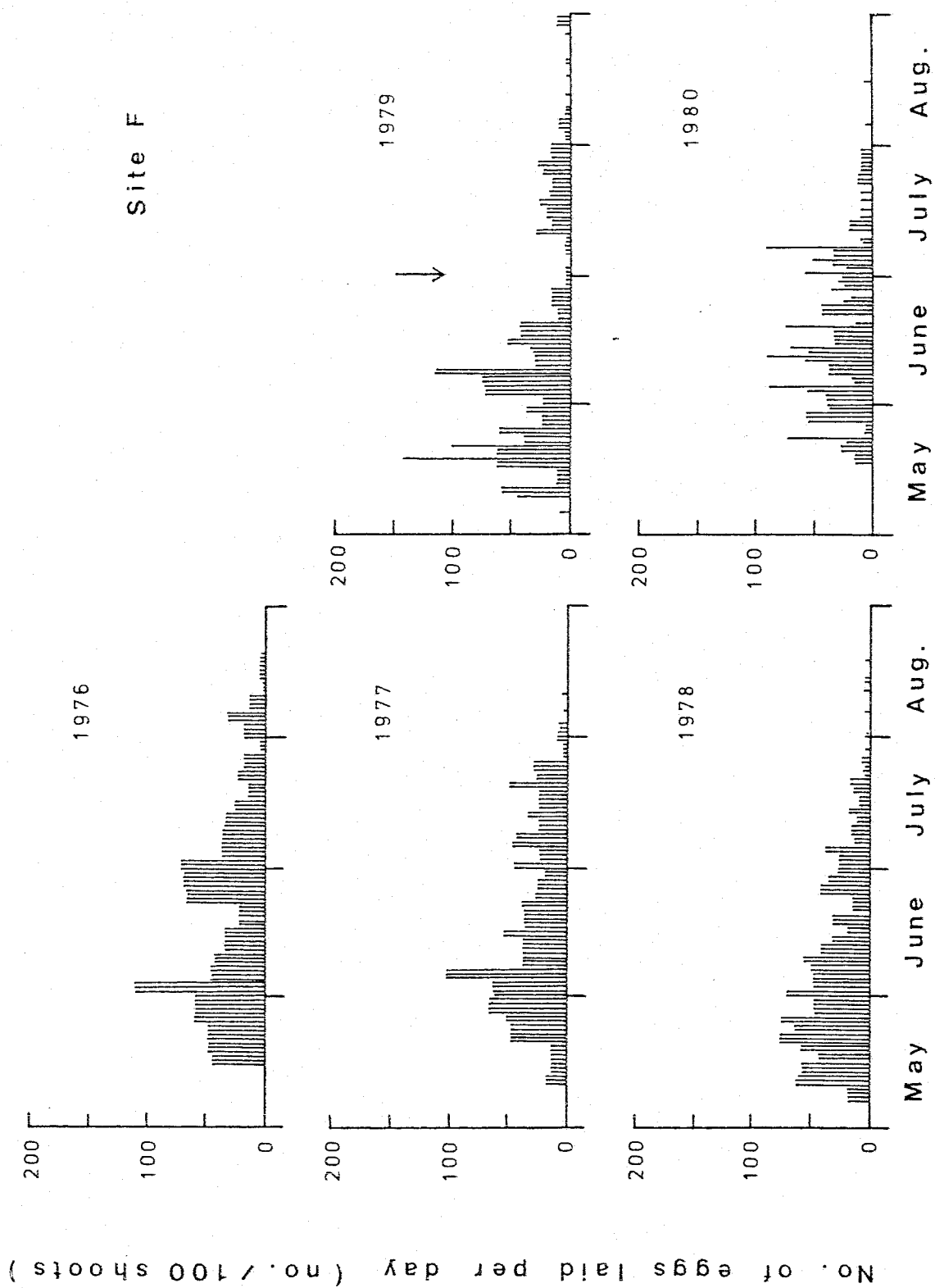


図5-1b. 日あたり産卵数(アサミ100茎あたり卵数)(調査地F). 矢印は洪水を示す.

し、7月中旬以降もかなりの産卵が認められた。たとえば、7月1日までに産まれた卵数の割合は、5年間を通し、調査地Aで74.0-100% (平均90.5%)、調査地Fで67.1-84.7% (平均75.1%)であった。さらに、各生息地では、産卵期間の年次変異も多少みられた。各季節での産卵数を比較すると、調査地Aでは繁殖期の前半、5月から6月にかけて、産卵数が最も多くなり、その後急激に減少する。これに対して、調査地Fではこのような産卵数の季節変化はほとんど認められなかった。以上の事実から、調査地Aの個体群の産卵特性として、産卵期間が短いこと、それが前半に偏る傾向があることが明らかになった。成虫の産卵行動は、また、降雨などの気象条件によって抑制される。実際に、雨天の日には産卵行動がほとんど観察されず、晴天の日に比べて産卵数はかなり少なくなった。このような産卵行動を抑制する気象要因によって、日あたり産卵数の変動はより大きなものとなる。さらに、1979年の6月末におきた大規模な洪水によって、調査地Aでは繁殖成虫の大部分が流され、産卵は異常に早く終了してしまった。調査地Fでは川岸近くのアサミは倒されたものの、繁殖成虫の洪水による直接的な被害はほとんどみられなかった(図4-10参照)。しかし、この洪水のあと半月近く、成虫は摂食を続けていたにもかかわらず、産卵はほとんどみられなかった。その後アサミ群落が洪水の被害から回復し、再び新葉を展開しはじめ

ると、ただちに産卵を開始した。良好な餌を与えた飼育条件下では、ほぼ1-2日間隔で規則正しく産卵するので、正常な成熟卵巣のままで、半月近くも産卵を停止することはない。この事実の本種が繁殖に不適な時期には産卵を停止し、環境が再び好転するとただちに繁殖活動を再開できる生理的メカニズム、つまり卵吸収の能力を持つことを強く示唆している。この生理的メカニズムの詳細については、後に分析する。兩個体群間の産卵期間の差異の原因を調べるために、累積産卵数の50%および75%達成日、越冬成虫密度(100茎あたり)、さらに7月の平均気温を表5-1に示した。この表から産卵期間の変異について、次のような傾向が認められた。(a)繁殖期間は上流の調査地Fの方が下流の調査地Aに比べて長い。このため、調査地Fでの50%、75%産卵達成日は、調査地Aに比べて10-20日程度遅れる。(b)各調査地では、成虫密度の高い年ほど産卵期間の短縮がみられる。下流の調査地Aは上流の調査地Fに比べ、平均気温が $1.0^{\circ}\text{C}$ ほど高く、産卵期間の差はこの平均気温の差によることも考えられる。もし、調査地Aでのより高い気温が短い産卵期間の主要因であるなら、平均気温の高い年ほど産卵はより早く終了すると期待される。この両者の関係を調べたところ、1978年以外は予測とは逆の傾向を示した。すなわち平均気温の高かった1976年と1977年では産卵期間は比較的長かったのに対し、気温の最も低かった1980年は



表5-1. 50%. 75%累積産卵日、越冬成虫密度(アザミ100茎あたり個体数)、および7月の平均気温。

Year	Cumulative number of eggs				Total recruit of adults (per 100 shoots)		Mean temperature in July (°C)
	50% point		75% point				
	Site A	Site F	Site A	Site F	Site A	Site F	
1976	3 June	19 June	23 June	5 July	118.0	86.5	23.6
1977	5 June	13 June	30 June	6 July	124.5	116.0	25.5
1978	23 May	31 May	30 May	13 June	202.2	245.3	26.3
1979	28 May	6 June	9 June	20 June	37.1	285.9	23.4
1980	4 June	14 June	11 June	30 June	62.9	70.4	22.4

予測とは逆に早く終了した。1978年の短い産卵期間は温度の影響よりも、高い成虫密度の影響によると考えることができる。また、調査地Fについても、同じ傾向が認められた。これらの事実から、単に気温の違いで兩個体群の産卵期間の長さを説明することはできず、むしろ既に示した繁殖成虫の平均寿命の反映であると考えの方が妥当であろう。

兩個体群の平均卵塊サイズを比較したところ、1976年を除くと、調査地Aの方がFに比べて有意に大きかった( $P < 0.05$ )。しかし、本種の繁殖期間は長いので、卵塊サイズの変化を産卵期間を通して調べる必要がある。両調査地でみられた卵塊サイズの季節変化を図5-2a-bに示した。この図から、卵塊サイズは季節とともに顕著に減少することがわかった。調査地Fでは、7月の卵塊サイズは産卵開始初期の5月上旬のサイズに比べほぼ半分近くまで減少した。しかし、各時期についてみると、兩個体群に有意差はなかった。結局、調査地Fの卵塊サイズが調査地Aに比べて小さいのは、産卵期間がより長いため、後半の小さな卵塊の割合がより高くなるためであるといえる。但し、実験条件下では、このような卵塊サイズの顕著な季節的減少はみられないことから、この現象は、野外での繁殖期後半の食物資源の悪化、および繁殖雌成虫の生理的な衰退に伴う各産卵小管での卵形成の不規則化と、部分的な卵吸収の結果であると考えられる。

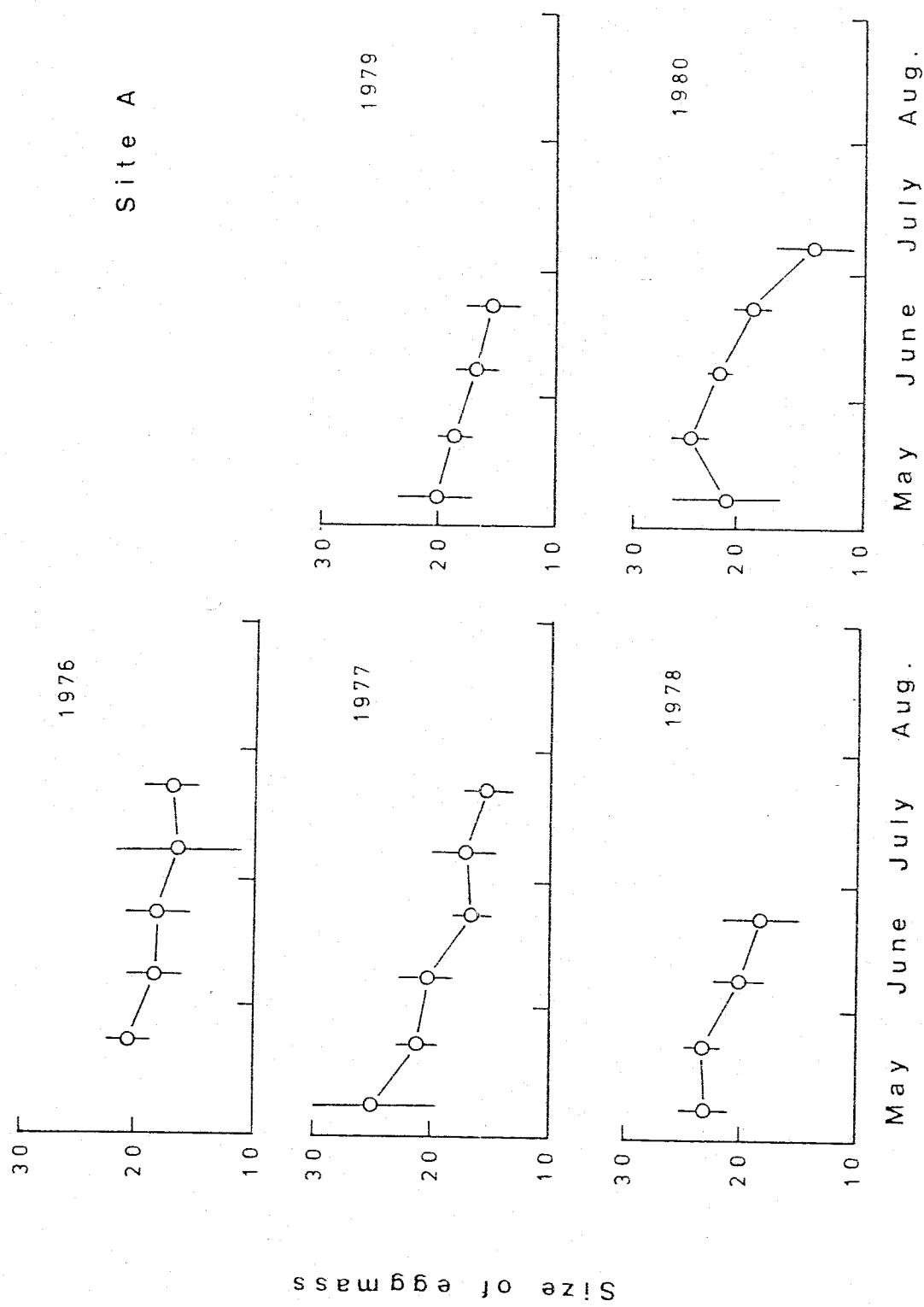


図5-2a. 卵塊あたり平均卵数の季節変化(調査地A)。縦線は95%信頼限界を示す。

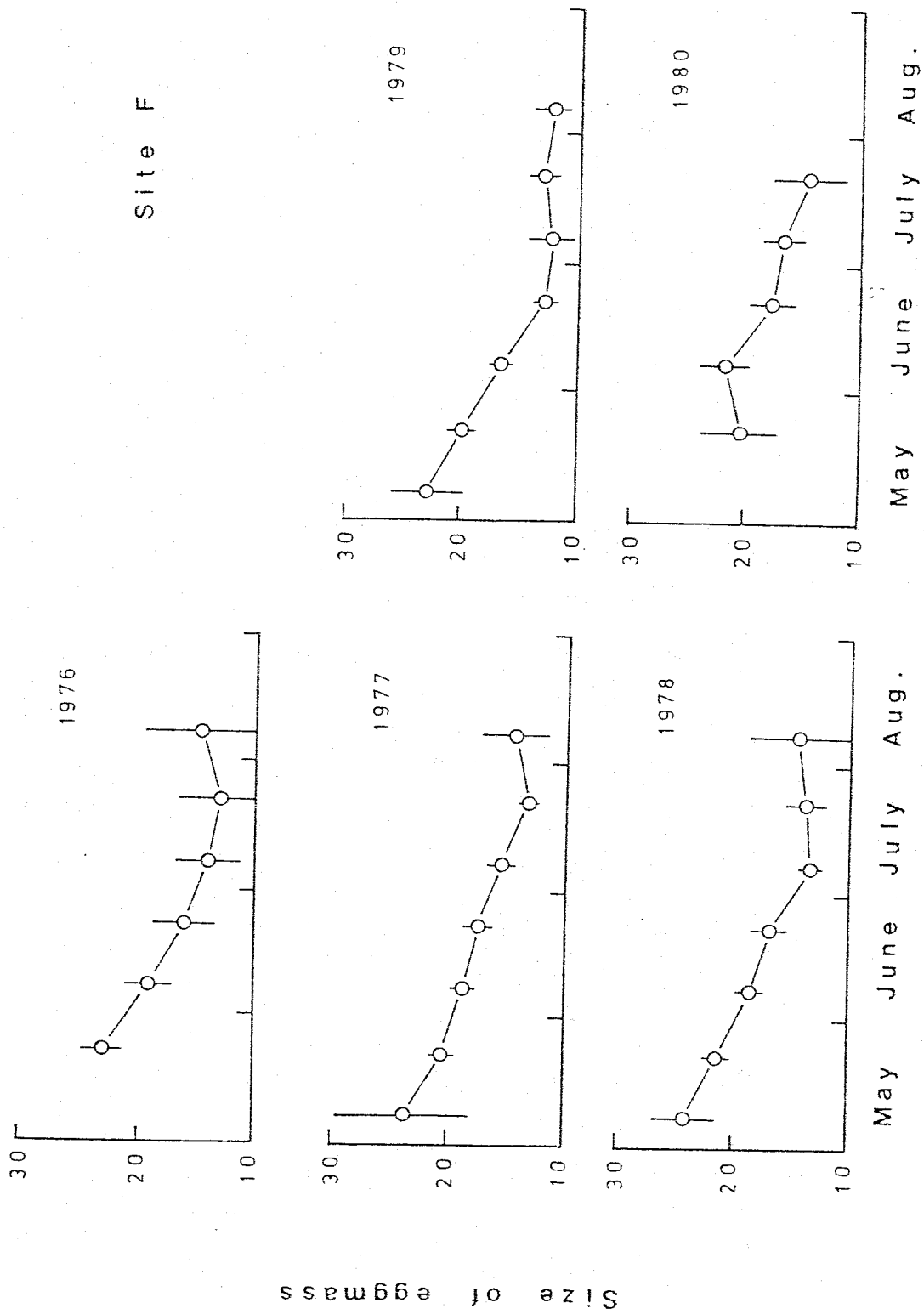


図2b. 卵塊あたり平均卵数の季節変化(調査地F)。縦線は95%信頼限界を示す。

## 2. 繁殖戦略と産卵数の制御

これまでの解析によって、兩個体群の繁殖特性の概要が明らかになった。次に、野外での個体の産卵経過と、産卵過程での環境要因に対する反応を、産卵数の変化に対する食物資源の役割に注目しつつ、検討する。

### a) 個体あたり実現産卵数の変化

両調査地での5月から7月までの、個体あたり産卵数(10日あたり実現産卵数の合計)、アサミ100茎あたり雌成虫密度と累積産卵密度(いずれも対数値)の5年間の変動を図5-3a-bに示した。さらに、各項の年次変動の大きさを評価するために、バリエアンスも合わせて図に示した。調査地Aの1979年の7月のデータが欠落しているのは、既に述べた6月末の洪水による成虫の消失のためである。これらの図から、各項目の年次変動の様式には、それぞれ特異的な季節変化が認められる。個体あたり産卵数の年次変動の大きさを示すバリエアンスは、季節の進行に伴って明らかに増加の傾向を示しており、このため6月以降の産卵数の年次差はより大きくなる。一方、成虫密度の年次変動に関しては、このような傾向は認められず、調査地Fでは5月から7月にかけてむしろ一方的に減少するという逆の傾向を示した。つまり、産卵前期の5月には成虫密度の年次変動は大きく、調査地Fでは産卵期を通して最大になるにもかかわら

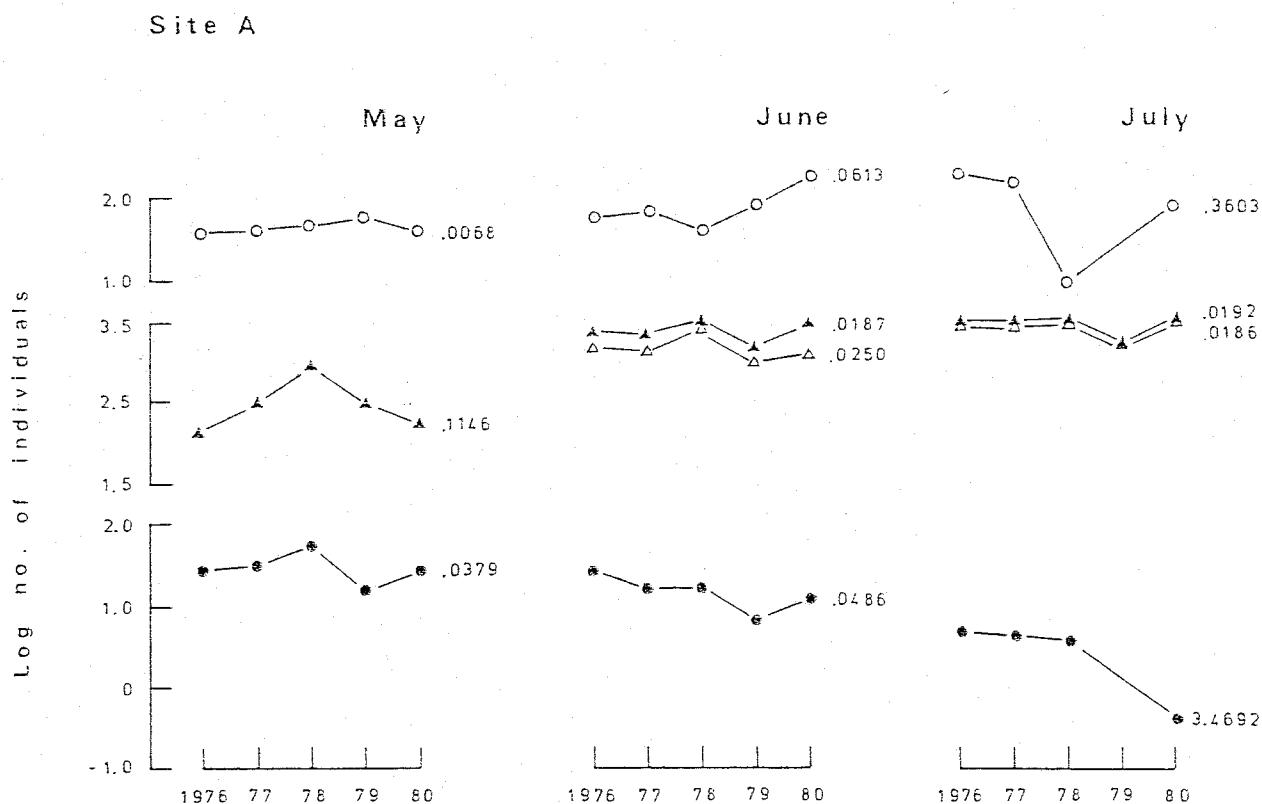


図5-3a. 各月ごとの 個体あたり産卵数(○-○), 1日までの累積産卵密度(△-△), 15日までの累積産卵密度(▲-▲), 平均雌成虫密度(●-●)(全てアザミ100茎あたり個体数)の年次変化(調査地A). 各項目について5年間の年次変化の大きさをバリエーションで示した.

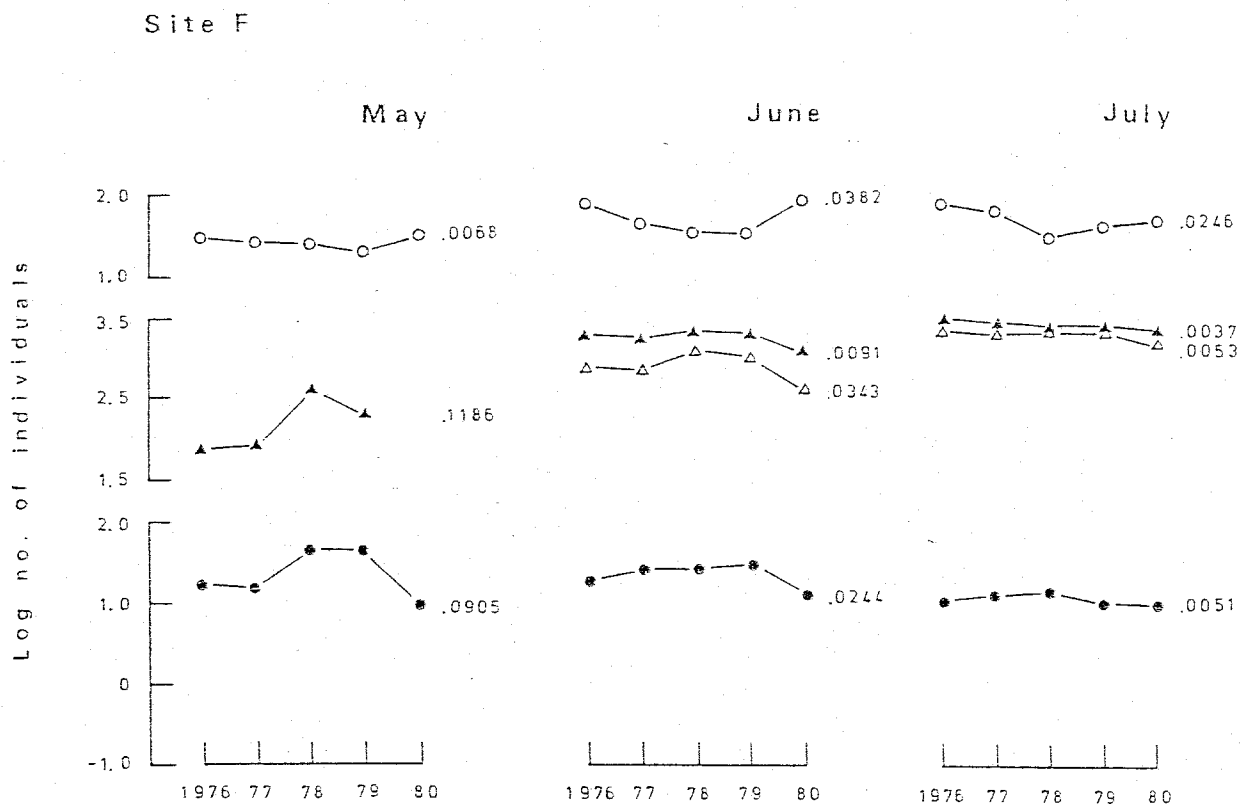


図5-3b. 各月ごとの個体あたり産卵数 (○-○)、1日までの累積産卵密度 (△-△)、15日までの累積産卵密度 (▲-▲)、平均雌成虫密度 (●-●) (全てアサミ100茎あたり個体数)の年次変化 (調査地F)。  
各項目について5年間の年次変化の大きさをバリエーションで示した。

す。個体あたり実現産卵数はほぼ一定であり、6月以降になって変化が現れてくるのである。この6月以降の実現産卵数の変化の結果、累積産卵密度の安定化が急速に達成され、毎年産卵期の終わりになると卵密度はほぼ一定になる。累積産卵密度の5年間の変動の大きさを示すバリエーションの値は、調査地Aで5月中旬から7月中旬にかけて.0903から.0192へと、また調査地Fでも.1210から.0037へと大きく減少している。次に、この卵密度の年次間の顕著な安定化を達成している産卵期後半の個体あたり実現産卵数の変化について具体的なプロセスを明らかにする必要がある。もし、個体あたり産卵数がその時の成虫密度に依存しているならば、つまり両者の間に密度依存的な因果関係が存在するならば、成虫密度の年次変動の大きい5月には、それに対応して産卵数にもまた大きな変化が認められるはずである。ところが、上で明らかになったように、予測に反し個体あたりの産卵数はほぼ一定であった。この事実、産卵数の変化がその時の成虫密度にはあまり依存していないことを示唆している。個体あたり実現産卵数の年次変化は、むしろその時までの累積産卵密度とより密接な関係が認められる。つまり、産卵数の年次変化が顕著にあらわれる6月以降では、累積産卵密度が高い年ほど産卵数の減少がみられる。この現象は上流の調査地Fでより明瞭であり、そのため産卵密度の一定化も下流の調査地に比べてより著しい。こ



これらの事実は、繁殖期の進行に伴って変化する環境要素に反応して、雌成虫がその産卵数を制御しているという推論を支持している。この産卵数の自己調節を導く可能性の最も高い要因は、個体群の摂食活動に伴って季節的に進行する食物資源(アサミの葉)の量的減少と質的低下であると考えられる。この因果関係については、次の野外実験の結果を踏まえ詳しく検討する。

ここで示された繁殖個体による産卵数の調節は、表5-1に示した越冬成虫密度に依存した産卵期間の短縮という現象についても重要な示唆を与える。産卵前期の個体あたり実現産卵数は、成虫密度との関係はうすいので、成虫密度の高い年ほど繁殖前期での産卵数が多くなり、卵密度は産卵抑制の生じるレベルにより早く到達することになる。その結果、高密度の年では産卵の終了時期がより早くなり、産卵期間が短縮すると考えられる。

#### b) 野外での産卵実験

上に示された本種雌成虫の産卵調節の具体的なプロセスを、野外実験の結果から検討してみよう。実験1の各ケージで得られた日あたり産卵数を図5-4a(1対区)と図5-4b(2対区以上)に示した。どのケージも捕食者の侵入がないので、成虫と幼虫によるアサミ葉の食害が顕著になる6月中旬までには、産卵は終了した。1対区での総産卵数(平均±S.E.)は $162.6 \pm 12.3$

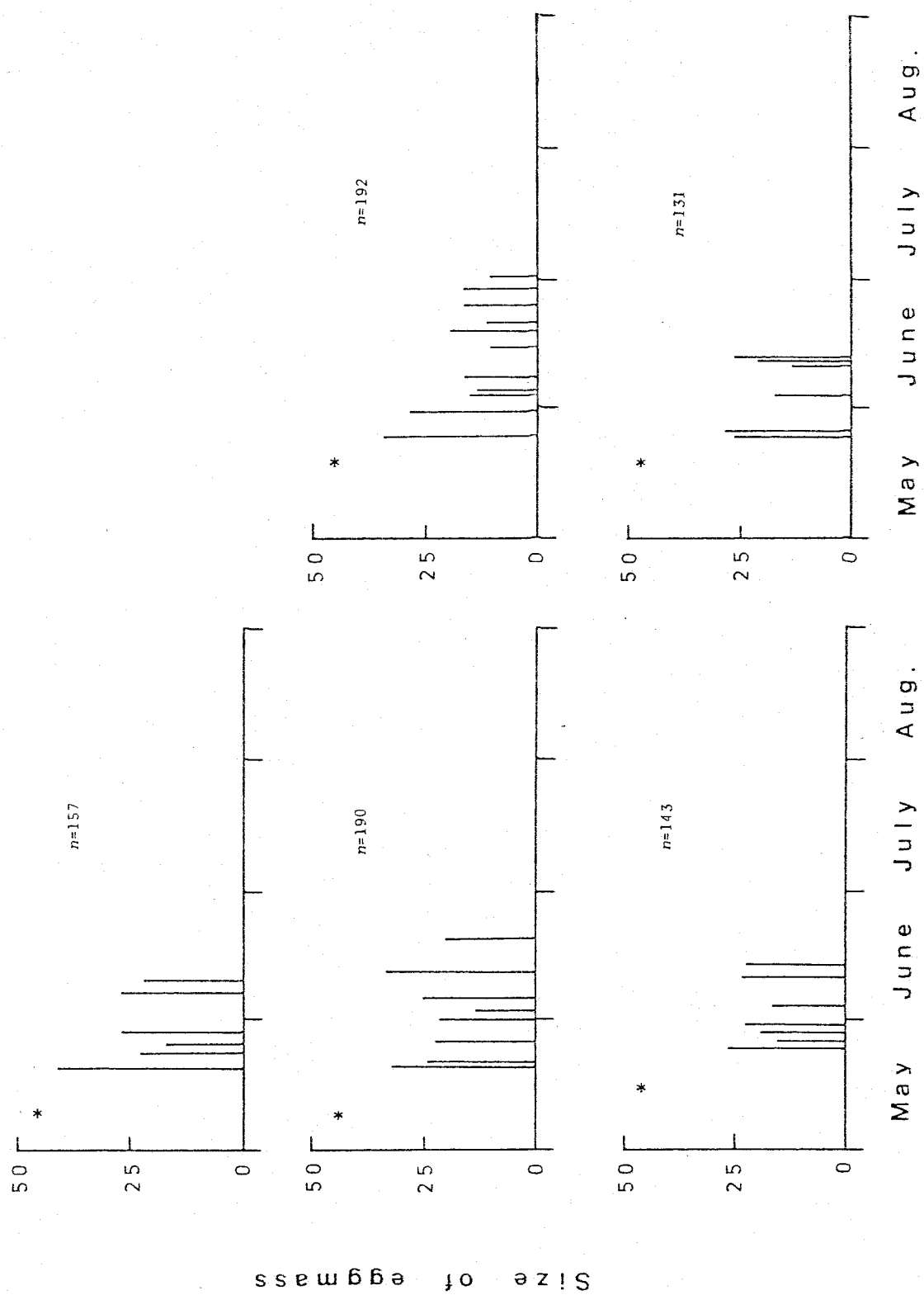


図5-4a. 野外実験1の各株における日あたり産卵数(1対のみ)。実験開始日を\*で示す。

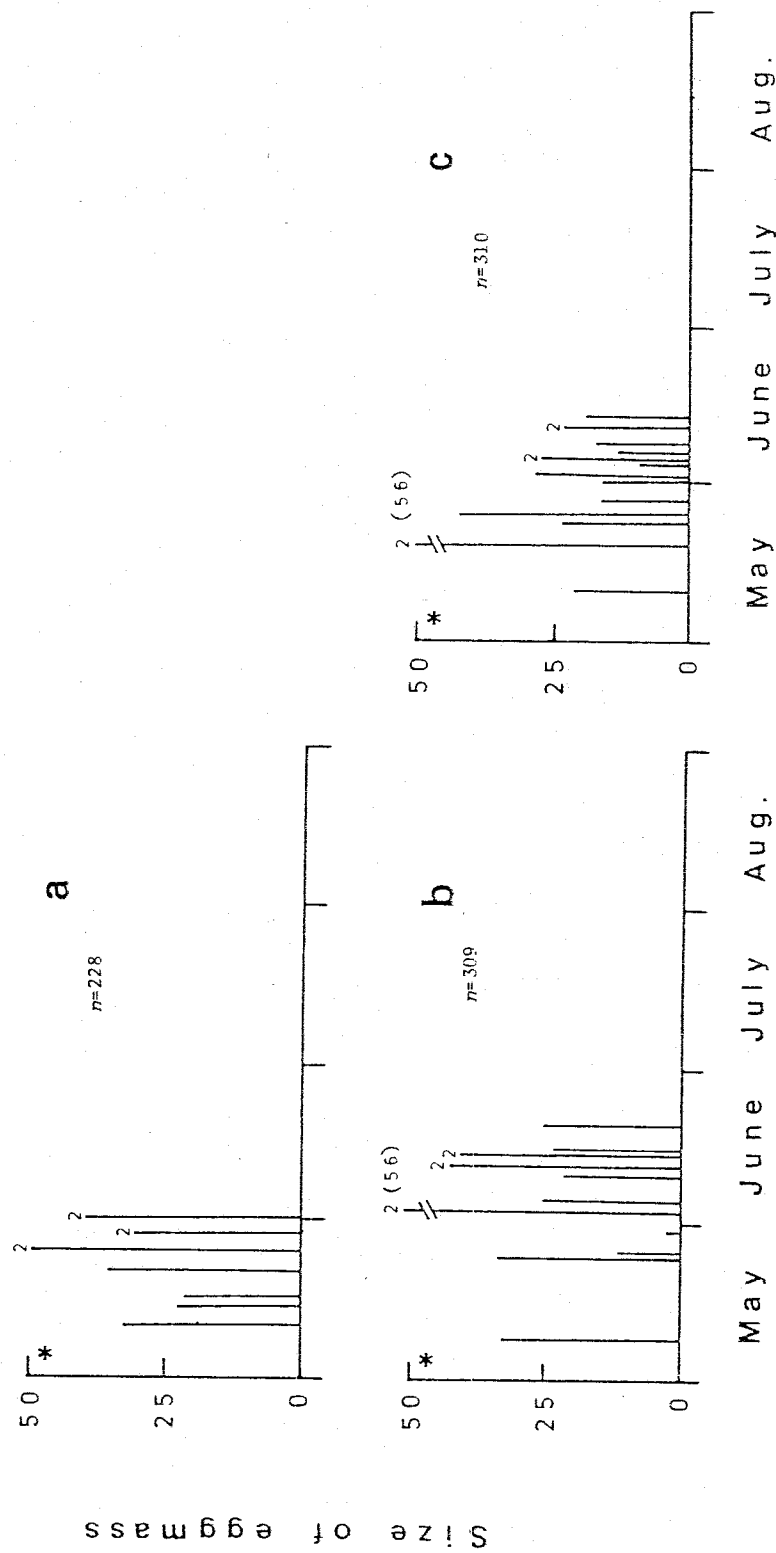


図5-4b. 野外実験1の各株における日あたり産卵数(2対以上)。a). 2対; b). 4対; c). 6対。  
 実験開始日を\*で示す。縦線上の数字は卵塊数を、( )内の数字は卵数をそれぞれ  
 あらわす。

卵であった。一方、成虫密度の高いケージでは、個体あたり産卵数は密度に依存して減少し、それぞれ114卵(2対区)、77卵(4対区)、52卵(6対区)であった。このため個体あたりの産卵数と成虫密度との間には負の相関が得られた( $r = -0.96$ ,  $P < 0.05$ )。この実験1での産卵経過は、野外での産卵期間に比べかなり短く、これはケージ内のより顕著なアサミ葉の量的減少と質的低下によるものと考えられる。

実験2の結果を図5-5に示した。捕食者のいない二つのケージでは、雌成虫は実験1同様6月中旬までには産卵を終了した。その後1-2週間して、成虫を食害のない新しい株に移したところ、しばらくして再び産卵を開始し、8月中旬まで産卵を継続した。2個体のコブハサミムシを一緒に入れたケージでは、産下された全ての卵塊はただちに捕食により除去された。この卵の除去区では、産卵は6月中旬になっても終了せず7月下旬まで継続した。またこのケージでは幼虫が出現しないために、6月中旬になってもアサミ葉に対する食害は非常に軽微なものであった。実験2で得られた平均産卵数は  $295.3 \pm 18.8$  卵であり、実験1の1対区の平均に比べ有意に多くなった( $P < 0.001$ )。これらの事実は、繁殖雌成虫が個体群密度の上昇に伴って生じる寄主植物の悪化にすみやかに反応して、産卵の停止に至ることを示している。さらに実験2の結果から、一旦産卵を停止した個体でも、食物資源の条件が好転すれば、ただちに産卵

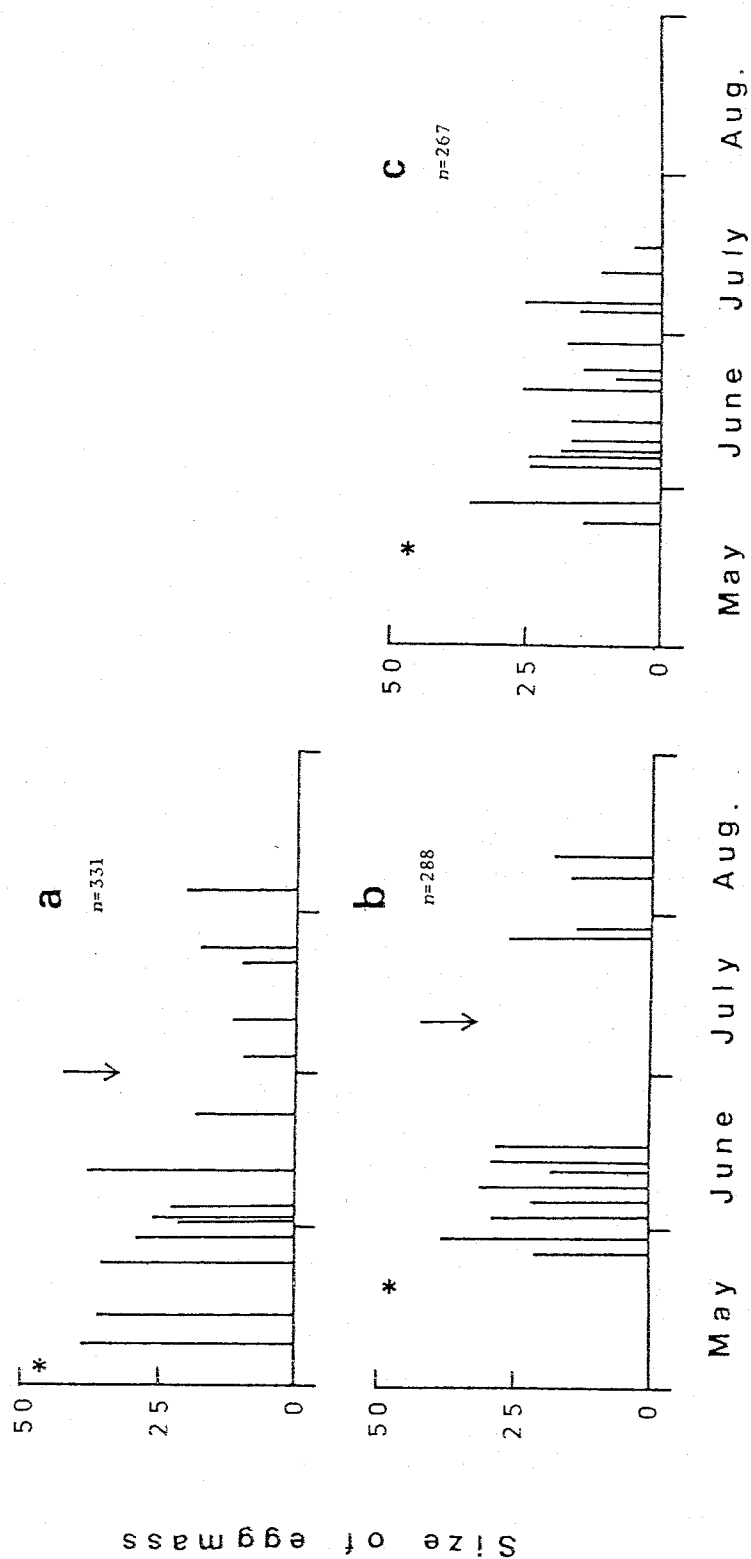


図5-5. 野外実験2の各株における日あたり産卵数。a). b)、成虫を矢印の時点で食害のない新たな株に移しかえた； c)、ゴアハサミムシ(2個体)によって産下された全ての卵を除去した。実験開始日を\*で示す。

を再開することが明らかになった。これらの事実から判断すると、雌成虫の産卵調節は、卵巢内での卵の再吸収という生理的なメカニズムによって達成されていると考えられる。

次にこの現象の作用機作について調べるために、異なる成虫密度下での卵吸収のおこり方を、実験3の結果をもとに比較した(表5-2)。1対区の雌成虫は、実験終了時になっても、全個体が正常な成熟卵巢を持っていたのに対し、成虫密度の高いケージでは、全ての個体で卵吸収が進行しており、既に退化している卵巢もみられた。各密度区のアサミの食害レベルの変異は明瞭で、高密度区ではほとんどの株が食いつくされていたが、1対区での食害は比較的軽いままにとどまった。結局、この実験から、アサミ葉の条件の劣悪化がより早く進行する成虫密度の高いケージでは、食物資源の悪化に反応して多くの個体が卵吸収をおこすことが明らかになった。

### c) 野外での卵吸収の季節変化

実験ケージ内での卵吸収は実証されたが、密度レベルのより低い野外においても、卵吸収が実際に機能していることを確かめねばならない。そこで、野外から採集してきた雌成虫の卵巢内での卵吸収の有無を、繁殖期を通して調べた(図5-6)。越冬後1週間程経過した4月下旬には、既に全ての雌成虫の卵巢は成熟しており、産卵可能な状態であった。その

表5-2. 野外実験3の各処理株での雌成虫の卵巢の発育状態と卵吸収.

Cage no.	Thistle		No. of adults		Ovarian status*		
	Height (cm)	No. of leaves	Male	Female	Matured	early stage	middle stage
1	80	7	1	1	1		
2	60	6	1	1	1		
3	110	9	1	1	1		
4	65	5	1	2		1	1
5	80	9	4	5			3
6	45	8	4	7			5

\* 6月26日(実験終了日)以前に死した個体は除外した.

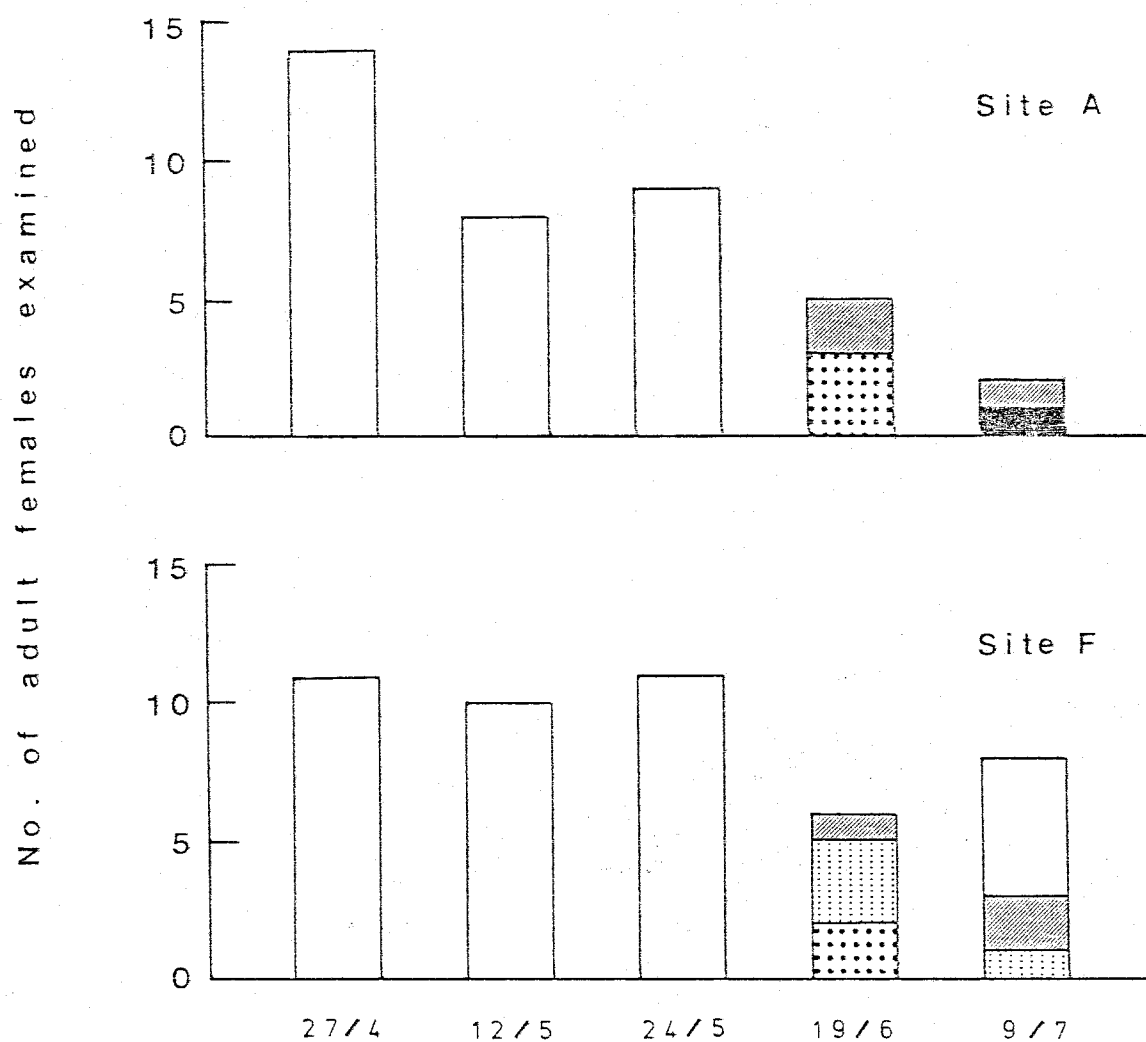


図5-6. 野外における卵巣の発育状態と卵吸収の季節変化。  
 (□). 正常な成熟卵巣; (▨). 卵吸収前期; (▩). 卵吸収中期; (■). 卵吸収後期; (▧). 卵殻  
 完成卵の全く存在しない卵巣。



後6月までは全て正常な成熟卵巣であったが、6月中旬以降になるとそれまで全くみられなかった卵吸収をおこしている個体の割合が急増した。さらに、この時期には、卵吸収の特徴は認められないが、卵殻完成卵が全くない異常な卵巣を持つ個体の存在も明らかになった。このことから、野外ケージに比べ密度も低く、食物資源の劣悪化の程度もより軽いと考えられる自然個体群でも、やはり産卵後期の雌成虫は食物条件に敏感に反応して、卵吸収をおこしていることが明らかになった。ここで示した繁殖後期での卵吸収個体の出現とその割合の増加という現象は北海道の H. pustulosa の個体群でも報告されている (Katakura 1976)。結局、食物条件に敏感に反応して卵吸収をおこし、産卵数を調節するという本種の特異的な産卵戦略は、野外においても効果的に機能しているといえよう。

#### α) 繁殖個体の寿命と産卵調節

卵吸収によるこのような産卵調節を行っているのは主として産卵期の後半まで生き残った個体であり、繁殖個体群に参加した全ての個体ではない。そこで、この卵吸収がおこる時期まで生き残っている個体の割合について調べてみよう。両調査地での繁殖雌成虫および累積産卵数の季節変化を図5-7a-bに示した。卵吸収をおこす可能性のある繁殖後期の雌成虫の生存率を6月15日の時点でみると、調査地Aで18.0-48.6%

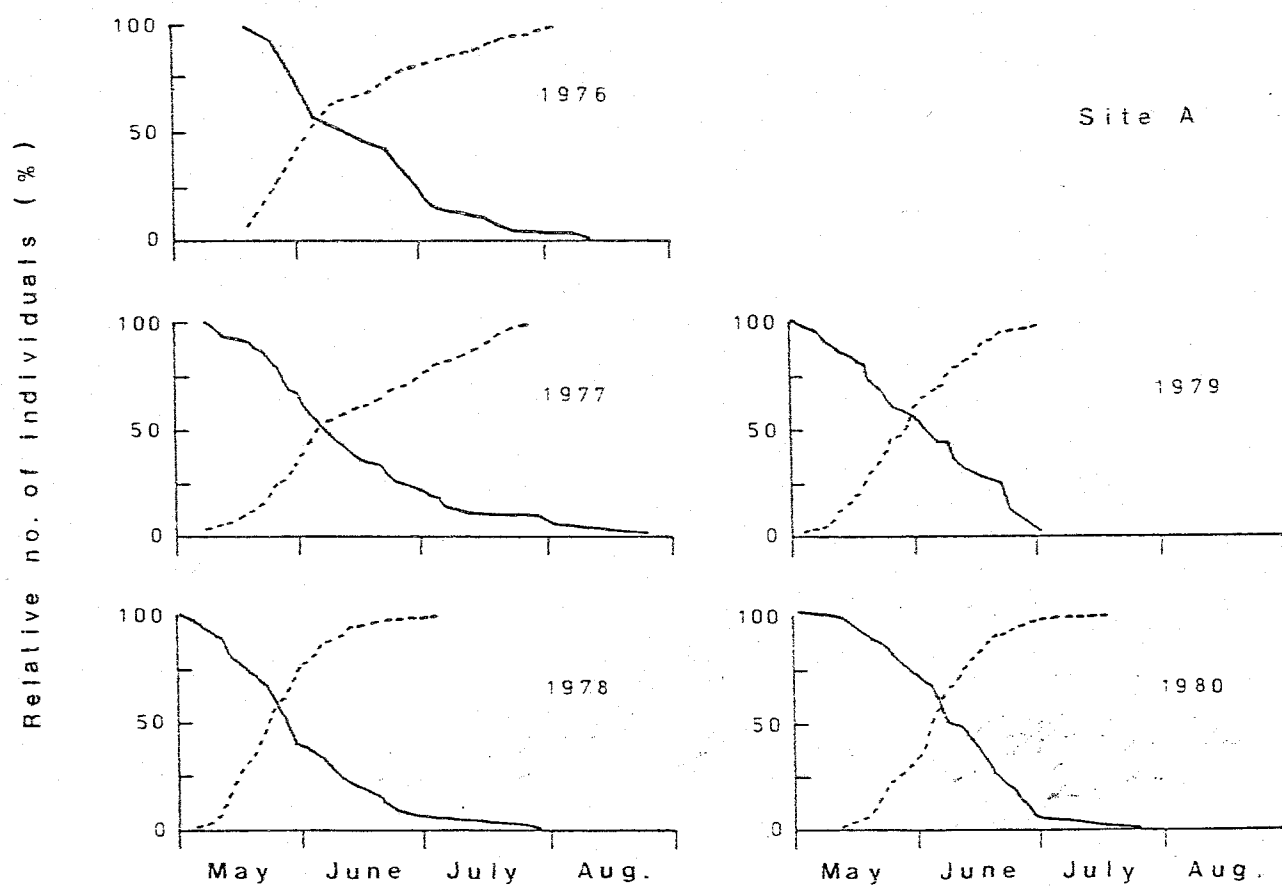


図5-7a. 繁殖雌成虫生残数(実線)と累積産卵数(破線)(調査地A)。

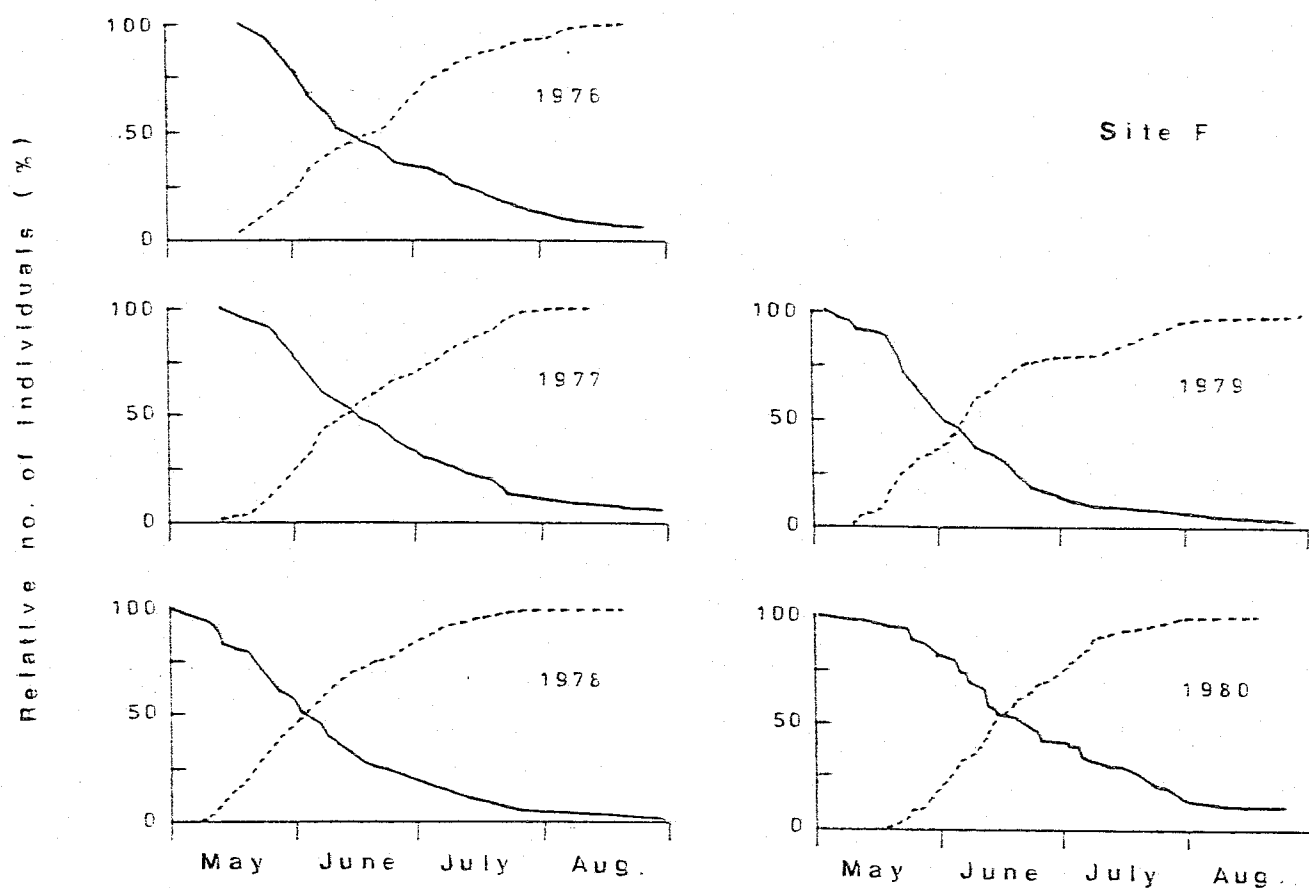


図5-7b. 繁殖雌成虫生残数(実線)と累積産卵数(破線)(調査地下).

(平均 32.6 %). 調査地 F では 30.2-54.2 % (平均 43.1 %) であった。同時に、6 月 15 日までに産まれた累積産卵数は、調査地 A で総産卵数の 59.9-95.1 % (平均 78.1 %). 調査地 F では 46.3-71.2 % (平均 58.0 %) であった。このように繁殖後期での卵吸収をおこす可能性のある個体は、繁殖個体群への全加入数に対して調査地 A で 30%、調査地 F で 40% 程度であり、残りの 60-70 % の個体は食物資源の低下が問題になる以前に死亡しているのである。さらに、この時点までに調査地 A で 80%、調査地 F で 60% 近くの卵が既に産まれている。結局、卵吸収による産卵調節を実際に行うのは、主として比較的寿命の長い少数の個体であるといえる。またこのような個体の割合は、平均寿命のより長い上流の調査地の方が、下流域に比べより高くなる。

#### e) 2 年目の繁殖

一般に、越冬成虫の多くは繁殖期間の末期までに死亡するが、上流の生息地では部分的に 2 回越冬する個体もみられている(表 2-3 参照)。また野外において、このような 2 回越冬個体の産卵も確認している。そこで、2 年目の繁殖を行う個体の比率を調べるために、調査地 F において産卵期が終わる 8 月中旬まで生存していた雌成虫数と、その内さらに翌年の繁殖期までに生き残った個体数を図 5-8 に示した。この図から、繁殖末期まで生存した個体の半分近くが翌春まで生き残り、2 年目の繁殖に貢献していること

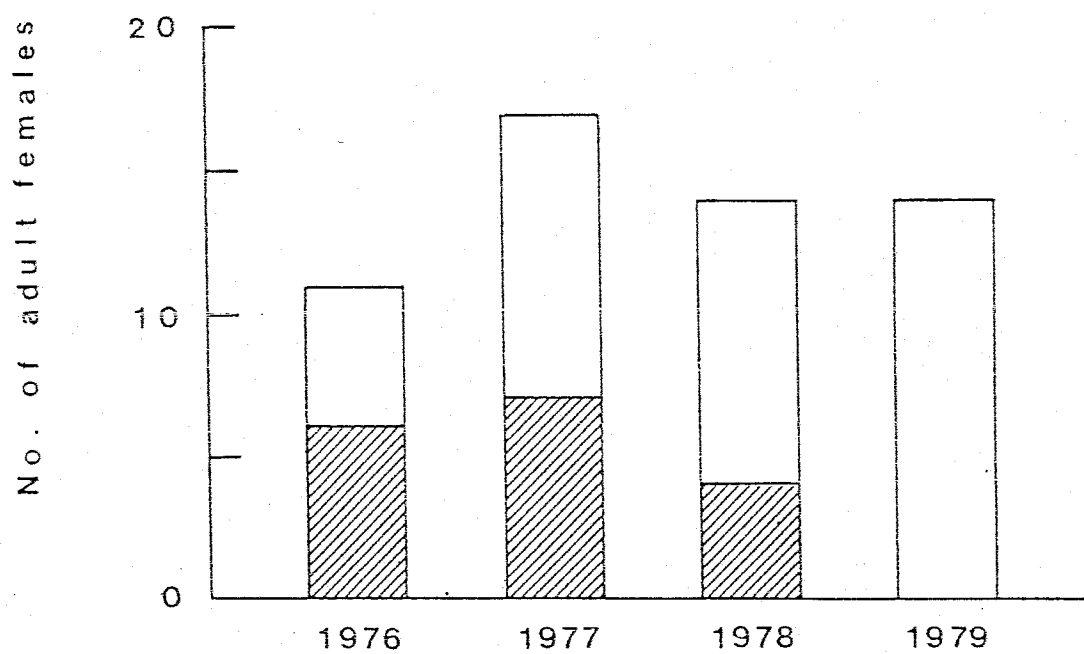


図5-8. 8月15日での繁殖雌成虫存在数と翌春まで生存した  
個体数(斜線部)(調査地F)。

がわかった。1979年にこのような個体がみられないのは、この年の秋に来襲した2度の台風による洪水のために、越冬前期間の成虫が大きな被害を受けたことによるものと思われる。この2年目の繁殖は、雌成虫にとって1年目の繁殖後期での卵吸収による実現産卵数の減少を、補償する機能を果しており、繁殖個体内での代謝エネルギーの分配という観点から、卵吸収と密接な関係にあると考えられる。この成虫の2回越冬は、本種にとってかなり一般的な現象で、他地域の個体群でも広く認められている (Nakamura & Ohgushi 1979; 白井 1980)。

### 3. 産卵特性の個体群間の比較

図5-1a-bで示したように、調査地AではFに比べて、産卵期間は短く、産卵数の季節消長もより前半に偏る傾向があった。そこで、この産卵様式の違いが、個体の産卵特性を直接反映したものであるかどうかを調べる必要がある。両調査地での5年間にわたる個体あたりの平均累積産卵数の季節変化を図5-9に示した。繁殖期の後半になるにつれて年次変異が大きくなるのは、既に述べた産卵数の制御の結果である。このために、信頼限界の幅は必然的に大きくなるが、平均値で比較すれば、調査地Aの方が調査地Fに比べ常に高い値を示しており、たとえば同数の卵を産むのに1ヶ月程早いことがわかる。特に、産卵数の年次変化がほとんどみられない6月までの産卵数は

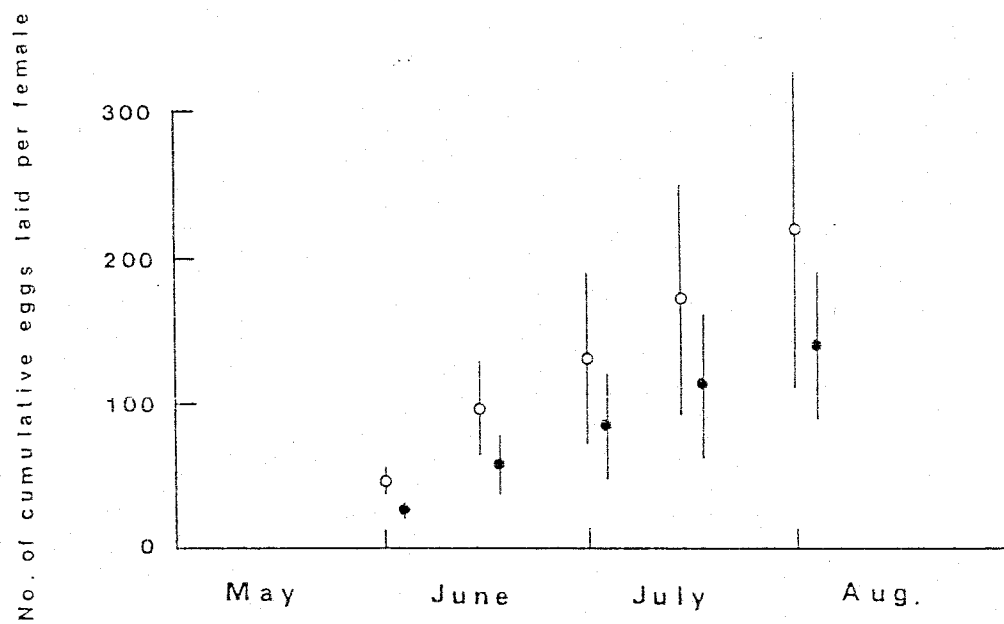


図5-9. 雌成虫あたり累積産卵数の季節変化。5年間の  
 平均値と95%信頼限界で示した。(○)、調査地A;  
 (●)、調査地F。

調査地 A の方が有意に多い。この事実は、下流の調査地 A では上流に比べて、繁殖前期での個体の産卵率(単位時間あたりの産卵数)がより高いことを示している。つまり、調査地 A でみられた前半に偏る産卵様式は、個体の産卵特性と寿命に大きく依存していると考えられる。さらに、繁殖成虫の寿命に関する個体差もまた実現産卵数に大きな影響を与えている。たとえば、7月下旬まで生存している個体の産卵数は、5月下旬に死亡した個体のそれに比べ、平均して約5倍近く多い。このように、実現産卵数には、生存期間の長さに依存して大きな個体変異がある。

#### 4. 食物資源量の変動と個体数調節

ここで明らかになった卵の再吸収を伴った産卵数の調節という本種の繁殖戦略は、既に示した、資源量あたりの個体群密度の顕著な安定化に大きく貢献していると考えられる。資源量の変動に対する個体群サイズの調節の実態を詳細に検討するために、両調査地でのアサミ基数とレントウムシの総産卵数の5年間の年次変動を図5-10に示した。この図から、両生息地においてアサミはそれぞれ独自の年次変動の様式を示したにもかかわらず、産卵数の変動はその生息地でのアサミの年次変動と明らかに同調していることがわかる。調査地 A における1979年の産卵数が、アサミの量が期待される値よりもかなり少ないのは、



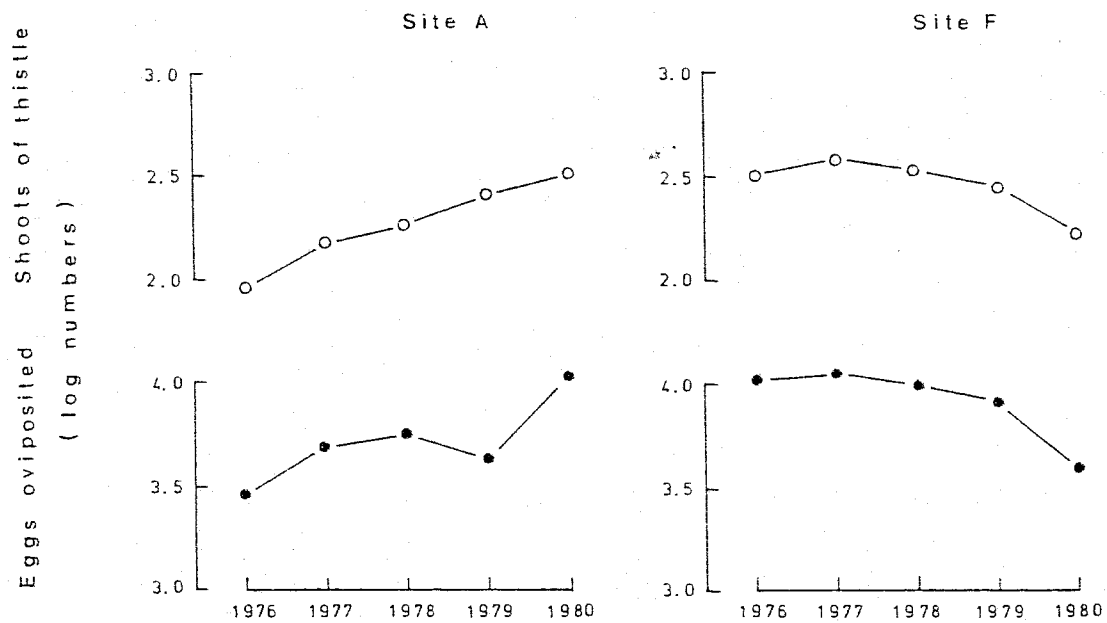


図5-10. 調査地全体のアサミ茎数(○-)と総産卵数(●-)の5年間にわたる年次変化。

6月末の洪水による産卵期間の異常終了によるものである。個体群サイズと食物資源量の年次変動の著しい同調というこの事実は、毎年の産卵数が本種の繁殖戦術の当然の帰結として、その生息地での食物資源量に強く制限されていることを示している。その結果、アザミ茎数に対する総産卵数の変動幅は、5年間を通し、下流の生息地で1.8倍、上流の生息地で1.4倍という極めて小さなものになっているのである。

## 論 議

### 繁殖戦術としての産卵抑制

本章において、雌成虫の卵吸収による産卵数の調整という、本種の持つ特異的な繁殖戦術が明らかになった。卵巢内で一旦発育した卵を産卵せずに体内に吸収し、同時にその後の卵形成を停止するという、卵吸収のこの現象は、昆虫の多くの分類群で広く認められており、その要因も多様である(Bell & Bohm 1975 参照)。卵吸収はまた可逆的な反応であり、その原因が除かれると卵形成はすみやかに再開され、卵巢も正常な状態に戻り産卵可能となるのがふつうである。このため、卵吸収は産卵や幼虫の生存にとって不適な時期を回避する、一種の適応戦略であると考えられている(Bell & Bohm 1975; Calow 1979)。

本研究で、本種の卵吸収の原因と機能に関し、重要な示唆が得られた。第一に、野外での産卵実験の

結果から、卵吸収の直接的な要因は、アサミ葉の量的減少と質的低下による食物資源の劣悪化であることが明らかになった。卵吸収を既に行い産卵を停止した個体であっても、食物資源の状態が好転すれば再び産卵を開始するという事実は、このことを支持している。第二に、アサミ葉の劣悪化は、季節とともに不可逆的に進行するので、卵吸収をおこす個体は繁殖後期になって急に増加する。このため、個体あたりの実現産卵数は繁殖前期では毎年ほぼ一定であるのに対し、卵吸収個体の割合が増加する後半になるに従って、その年次変動が顕著になる。したがって、卵吸収による産卵の調節を行うのは、繁殖個体群の全ての雌成虫ではなく、主として比較的寿命の長い個体に限られる。第三に、卵吸収は一般に繁殖後期におこるが、調査地下での1979年の洪水の後のように、食物資源としてのアサミ葉の量または質の著しい低下が生じた場合は、いつでも機能しうる可能性がある。

一般に、生物の現時点での繁殖努力 (current reproductive effort) は将来における残存繁殖価 (residual reproductive value) との比較によって評価されるべきであるという Williams (1966) の主張以来、繁殖活動によるコストが、その後の個体の生存率あるいは繁殖能力に対してどれほど影響を与えているかという問題が、注目を集めている (Tinkle 1969; Snell & King 1977; Calow & Townsend 1981; Browne 1982;

Tallamy & Denno 1982)。そこで本種の特異的な繁殖戦略である卵吸収による産卵停止と、2年目の繁殖との関係を、この繁殖個体内部でのエネルギー分配という観点から考えてみよう。本種の産卵期間は比較的長く、この期間を通して常に卵形成が続いており、卵生産に投資される代謝エネルギーはかなり多いものと思われる。このため、繁殖期の進行とともに、繁殖個体の生理的な衰退はより顕著になる。しかし、卵吸収をおこしその後の卵生産を停止することで、これまで繁殖活動に向けられていたエネルギーを節約し、かつそれを個体の維持や将来の活動への備蓄に振りまけることができれば、繁殖活動に伴う生理的ストレスから解放され、生存率の低下を防ぐことができると考えられる。調査地で卵吸収のおこる繁殖期後半において、繁殖成虫の生存率が産卵のピーク時期に比べむしろ高くなった事実は、この可能性を支持している(図4-10参照)。さらにこの事実は、卵吸収を行うことにより2年目の繁殖の可能性が高くなることを示唆している。この調査地では、繁殖末期まで生存し卵吸収を行ったと考えられる雌成虫の半数近くが、翌年の繁殖期まで生存していた(図5-8参照)。

次に、この産卵抑制という繁殖戦略の意義について考えてみよう。産卵後期には、食物資源の悪化が不可逆的に進行するため、卵吸収をおこした個体のその後の産卵はしはしは不可能となり、その結果実

現産卵数は減少する。個体が繁殖令に到達する子の数を最大化するように淘汰を受けてきたとするならば、個体の産卵数の減少は、淘汰の結果の予測とは一見相容れない現象である。第4章で示したように、繁殖後期(特に繁殖末期)に生まれた個体は、食物資源のストレスによる厳しい種内競争に直面することになり、幼虫期での餓死や成虫の小型化による冬期死亡の上昇という危険にさらされている。このため、この時期に生まれた個体の繁殖令に達する期待値はかなり低下する。もしこの時、雌成虫が積極的に卵吸収をおこすことにより翌年の繁殖が可能になるなら、産卵の停止がおこっても、翌年まで生存し、2年目のより好適な時期に産む場合の方が、繁殖令に達する子の期待値が大きくなる場合も考えられる。つまり繁殖後期では、資源ストレスの増大に伴い、そのまま産卵を続ける戦術と卵吸収をおこし翌年の繁殖にかける戦術との間に一種のトレードオフ(trade-off)が生じてくるものと思われる。そして、翌年の繁殖によって子の繁殖令に達する期待値がより大きくなる場合、成虫はすみやかに卵吸収をおこし産卵を停止すると考えられる。したがって、本種の特異的な産卵戦術である卵吸収による産卵抑制は、繁殖令に達する子の数をより多くするという積極的な役割を持っていると考えることもできよう。

個体数調節の機構としての繁殖戦術

卵吸収を伴った産卵調節という本種の繁殖戦術が、個体群動態の特性にどのような影響を与えているのかを考えてみよう。異なる生息地での数世代にわたる個体群の変動様式の解析から、本種の食物資源量に対する個体群サイズが年々極めて安定していることが明らかになった（第3章参照）。この個体群の安定性は、繁殖過程に働く効果的な個体数調節のメカニズムによって達成されており、このメカニズムに卵吸収による産卵数の調節という産卵戦術が深く関与していることは疑いのないことである。つまり、季節的に進行する寄主植物の食物資源としての価値の低下に反応して、卵吸収をおこす個体が増加し、産卵数が減少するので、その結果、毎年利用できる資源量に対する最終的な産卵密度はほぼ一定となると考えられる。

個体群の安定性に関しては、次章で示すように、繁殖成虫の移動分散行動もまた重要な役割を果たしていると考えられる。これを含めた本種の全体的な繁殖戦術と個体群の安定性との相互関係については、第7章で総合的に考察する。

## 第6章 成虫の移動分散活動と空間的に みた資源利用の様式

### はじめに

近年、環境構造の異質性と不連続性についての認識が深まるにつれて、空間的に変動する環境下での、個体群の安定性および維持存続に対する移動分散の役割が強調されている (den Boer 1968, 1979; Reddingius & den Boer 1970; Roff 1974a, b; Levin 1976; Kuno 1981)。しかし、野外における従来の昆虫個体群研究では、比較的均質な環境にすむ農林業害虫を材料として進められたものが多く、しかも多くの場合、成虫の高い移動分散能力のために、移動個体の追跡が非常に困難であった。このため、生息地の異質性を顧慮して個体群の空間構造と安定性に対する移動分散の役割を評価した研究は、今日に至るまでわずかである (たとえば Ehrlich 1965; Pajunen & Jansson 1969; Iwao 1971)。

移動行動はまた、不連続不安定な生息地間の適応的分散という観点から、このような環境に生息する種にとって極めて重要な生活史戦略であるとされている (Southwood 1962, 1977; Dingle 1972; Horn 1978; Solbreck 1978; Denno & Dingle 1981)。昆虫の移動能力の評価のために、Dingle (1965) 以来、実験室で宙づり法などによる測定が広く行われてきた。しかし、このような分散能力についての実験的評価だけでは移動分散の適応的意義を理解するのにははなはだ不十分

であり、野外の不均質な環境下での個体の移動分散行動を、特に個体群の空間的な変動様式と関連させて解析することの必要性が痛感される。

不連続な環境下に生息する種の適応戦略の観点から、より好適な生息地を開拓する手段としての長距離移動は、これまで多くの関心を集めてきた。これに対し、生息地内で完結している日常的な、比較的短距離の動きとその適応的意義の解明は、大きく遅れている。食植性昆虫の動きに対する寄主植物群落の空間分布あるいは質的な変異の役割に関する研究も最近になってようやく始まったばかりである（たとえば、McCauley et al. 1981; Lawrence 1982; Kareiva 1982）。この移動分散行動の意義は、生息地内で変化する資源の空間的異質性に対する個体の反応(resource tracking)という観点からとらえるべきである。そのためには、移動個体にとって問題となる資源は何であることを明らかにし、その空間的な変動様式を評価すると同時に、移動分散行動をマーキング法などによって、詳細に追跡することが必要である。

本種の生活空間はもっぱら生息地内にパッチ状に分布しているアサミ群落に限られている。そのため、成虫のアサミ株間移動は、個体群の空間構造を決定する上で最も重要であると考えられる。Nakamura & Ohgushi (in press)は京大芦生演習林で本種成虫の移動分散行動をマーキング法を用いて調査し、特に越冬成虫のアサミパッチ間移動が個体群サイズの安定化



に大きく寄与していることを示した。しかし、個体群の調節機構としての分散行動の意義に関しては、繁殖成虫の株間移動とそれに伴う卵の空間分布との対応関係を含め、上に述べた資源利用の様式という観点からさらに検討すべき余地が残っている。

そこで本章では、成虫の移動分散活動の特性について、個体別のマーキング調査で得られたデータをもとに分析を進め、その後、特に繁殖期での成虫の株間移動の役割とその意義について、空間的な資源利用の観点から論議する。

### 方 法

成虫のマーキング調査の方法については既に述べたので、ここでは省略する。成虫の動きについては、各個体の株間移動の軌跡から移動距離を求め、分析を行った。移動分散の特性を正確に評価するために、捕獲回数が3回以下の個体のデータは分析から除外した。

本種の寄主植物であるカガノアサミは、前記のように川岸に生えている優占的な多年性草本で、近接した株がさまざまな大きさのパッチを形成しつつ不連続に分布している。調査地AとFでの5年間にわたる各株の最近接株との距離を表6-1に示した。この距離の平均値は調査地Aで1.7-4.0mで年次によって変異がみられたが、調査地Fでは1.2-1.7mと比較的一定であった。このことは、調査地Aのアサミでは

表6-1. アサミ株の最近接個体間距離

Distance to nearest neighbours (m)

Site	Year	N	Mean	S.E.
A	1976	19	4.04	2.00
	1977	24	3.47	1.60
	1978	25	2.20	0.29
	1979	33	1.65	0.14
	1980	42	2.62	0.86
F	1976	85	1.28	0.08
	1977	73	1.30	0.08
	1978	77	1.31	0.09
	1979	73	1.19	0.07
	1980	56	1.65	0.17

個々のパッチがある程度独立して分布しているのに対して、調査地Fのそれでは分布が比較的連続であることを示している。調査地Aでの株間距離のより大きな年次変動は、アザミの新生・消失株がより頻繁に生じていることによる(図2-4参照)。

## 結 果

### 1. 成虫の株間移動の特性

成虫の移動分散活動を解析する前に、本研究で得られたデータの精度について検討しておく。成虫個体の同一株上での平均滞在期間を図6-1に示した。個体の平均滞在日数に関しては、性別あるいは調査地間で特に大きな差は認められず、越冬成虫で10日前後、新成虫では20-30日であった。新羽化成虫ではこのように滞在期間が長く、多くの個体は羽化した株からあまり動かないという観察事実とよく一致している。調査は1-3日間隔、特に1978年以降の繁殖期ではほぼ毎日行ったので、この調査間隔は、各成虫個体の同一株での平均滞在期間に比べるとはるかに短いものである。また、既に示したように、マーク虫率とサンプリング率は調査期間を通して非常に高く、これらの事実から、本研究で得られた成虫の移動分散に関するデータは実際の動きをかなり正確に反映したものであるとみなすことができる。

成虫個体の動きの活発さを検討するために、まず

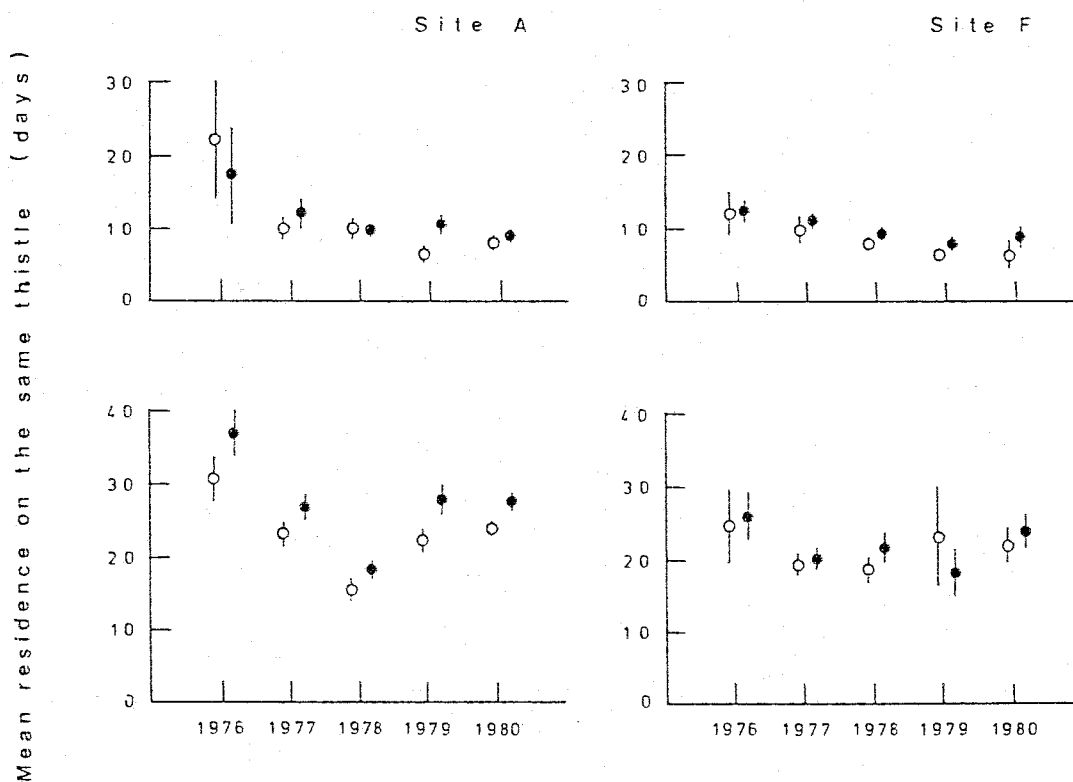


図6-1. 同一株での平均滞在日数。(○)、雄成虫；(●)、雌成虫。  
縦線は95%信頼限界を示す。上図、越冬成虫；下図、  
新成虫。

滞在期間中の個体あたり平均移動回数を調べた(表6-2)。株間移動の頻度は、明らかに越冬成虫の方が新成虫に比べて高いことがわかった。たとえば調査地Fについてみると、越冬成虫は平均3回以上も株間移動がみられたのに、新成虫ではせいせい1回程度にすぎなかった。しかし、調査期間あるいは性別に関しては、個体あたり株間移動の頻度に明確な差は認められなかった。

成虫の動きの活発さについて、より客観的に評価するためには、単位時間あたりの移動距離を評価基準にする必要がある。そこで、個体の日あたり移動距離を用いて移動分散行動を分析した。図6-1に示したように、成虫は同一株上に調査間隔よりもかなり長い期間にわたって留まっている傾向がある。また、各個体の再捕のデータから、短期間に連続して株間移動をした個体は、ほとんどいないことが明らかになった。以上の事実から、連続する2回の再捕場所を結ぶ動きの軌跡は、各成虫の1回の移動によるものとみなしてもよいであろう。たとえば、ある個体が前回の捕獲地点から5m離れた地点で3日後に再捕されたとする。この場合、この個体の移動距離の記録は、5mが1回と0mが2回とになる。こうして求めた両調査地での1回あたり移動距離(0mを除外する)の平均を表6-3に示した。上流の調査地Fでは、越冬成虫の1回あたり移動距離は、新成虫のそれに比べて有意に長かった。たとえば、5m以内の割合は、越

表6-2. 滞在期間中の個体あたり平均移動回数

Site	Year	Sex	Occurrence of movements per adult beetle					
			Overwintered adult			Newly-emerged adult		
			N	Mean	S.E.	N	Mean	S.E.
A	1976	male	17	0.82	0.20	138	0.80	0.10
		female	13	1.38	0.29	123	0.56	0.08
	1977	male	47	2.45	0.26	294	1.26	0.08
		female	58	1.90	0.25	380	1.05	0.06
	1978	male	65	2.58	0.24	151	1.23	0.10
		female	108	2.23	0.15	239	1.28	0.08
	1979	male	21	4.48	0.77	262	1.06	0.09
		female	46	2.35	0.38	324	0.89	0.06
	1980	male	61	3.56	0.34	414	1.40	0.06
		female	98	3.15	0.24	561	1.06	0.04
F	1976	male	18	3.44	0.41	31	0.87	0.23
		female	58	2.59	0.21	76	0.64	0.11
	1977	male	35	3.06	0.34	158	1.12	0.09
		female	96	3.33	0.20	219	1.15	0.07
	1978	male	119	3.42	0.20	126	1.34	0.14
		female	182	3.01	0.16	176	1.03	0.09
	1979	male	116	3.64	0.21	18	0.78	0.21
		female	172	3.05	0.17	36	1.14	0.18
	1980	male	25	3.03	0.42	71	1.08	0.12
		female	37	3.54	0.48	90	0.94	0.09

表6-3. 1回あたり平均移動距離。ただし移動しなかった  
個体(移動距離0m)は除外した。

Site	Year	Sex	Distance moved by one flight (m)					
			Overwintered adult			Newly-emerged adult		
			N	Mean	S.E.	N	Mean	S.E.
A	1976	male	14	11.00	1.08	111	6.35	0.94
		female	18	10.44	2.20	69	5.08	0.91
	1977	male	115	6.55	0.73	371	5.02	0.32
		female	110	7.01	0.78	399	4.61	0.28
	1978	male	168	6.28	0.66	186	3.35	0.46
		female	241	8.16	0.64	307	4.67	0.46
	1979	male	94	3.64	0.62	278	3.72	0.27
		female	108	4.34	0.54	288	3.68	0.31
	1980	male	217	5.81	0.47	578	8.64	0.35
		female	309	6.09	0.44	592	8.16	0.33
F	1976	male	62	9.12	1.47	27	5.38	1.79
		female	150	6.80	0.58	49	2.69	0.34
	1977	male	107	8.15	0.86	177	3.34	0.24
		female	320	7.65	0.49	250	3.33	0.21
	1978	male	406	8.68	0.45	169	3.02	0.27
		female	548	9.62	0.44	181	3.51	0.38
	1979	male	422	8.18	0.44	14	5.50	1.27
		female	524	9.03	0.48	41	3.37	0.54
	1980	male	77	6.44	0.83	77	4.77	0.65
		female	131	6.25	0.68	85	4.10	0.52

冬成虫ではせいせい 50% 程度であるのに対し、新成虫では 75% 以上であった。このことは、新成虫の動きの大部分が羽化した株と同じパッチ内の株の間でおこっており、したがって移動距離はアサミパッチの空間分布にある程度制約されることを示している。これに対し、越冬成虫の 1 回の平均移動距離は 6-9m もあり、アサミ株の最近接株間距離 (1.5m 程度) よりもはるかに長い。ため、成虫の株間移動に対するアサミの空間分布の影響は少ないものと思われる。一方調査地 A では、調査地 F に比べ、平均移動距離が越冬成虫で短く、新成虫では長くなる傾向があるので、両者の平均移動距離の差は縮まり、統計的な有意差が認められない年もある。

ここまでの解析は主に、平均値化された移動分散の特性についての比較であった。成虫の動きのパターンをさらに詳しく分析するためには、まず移動個体と非移動個体とを区別し、その後移動個体について、動きの活発さを単位時間あたりの移動距離などの客観的な指標をもとにして評価する必要がある。そこで個体群の移動分散の特性を構成する二つの基本要素、つまり定着率と移動個体の動きの活発度について、Inoue (1978) によって提案された回帰分析法を用いて解析した。この方法は、単位時間あたり半径  $R$  の円内に留まっている個体の割合を  $F(R)$  とするとき、 $R^2$  に対する  $\ln(1-F(R))$  の回帰関係をもとに、分散パターンを記述しようとするものである。純粋な



ランダムウォークによる分散の場合には、 $\ln(1-F)$ と $R^2$ との間に理論上直線の回帰関係が期待される。 $\ln(1-F)$ 軸上の回帰直線の切片( $\phi$ )は定着度示数とよばれ、全く移動しない個体の割合を示し、 $-1/(\text{傾き})$ で定義される値( $\rho$ )は活発度係数とよばれ、移動個体の動きの活発さを示すパラメータである。個体群が小さなスケールの動きと、より大きなスケールの動きに従う二つの異なるタイプの個体によって構成されている場合、回帰関係は二つの折れ曲った直線によって表される。この時、 $\rho_s$ と $\rho_l$ はそれぞれ小さなスケールとより大きなスケールの動きの活発度係数であり、 $\phi$ は小さなスケールの動きに従う個体の割合を示している。二つの回帰直線の交点 $R_0$ は、より大きなスケールの動きが小さなスケールの動きにおきかわる距離である。兩個体群における $\ln(1-F)$ と $R^2$ との回帰関係の例を雌成虫について示した(図6-2a-b)。また、この方法によって推定した動きの各パラメータの値を表6-4a-bにまとめた。越冬成虫の各ポイントは常に新成虫のそれに比べて上にプロットされており、一見して繁殖期での動きの活発度が高いことがわかる。この傾向は、調査地Fでより明瞭に認められた。また越冬成虫の各ポイントは二つの折れ曲った回帰直線によく適合しており、スケールの異なる二つのタイプの動きによって構成されていることがわかった。たとえば、調査地Aの1976年の越冬雌成虫についてみると(表6-4a)、98%の個体が日あたり半径2.5m以

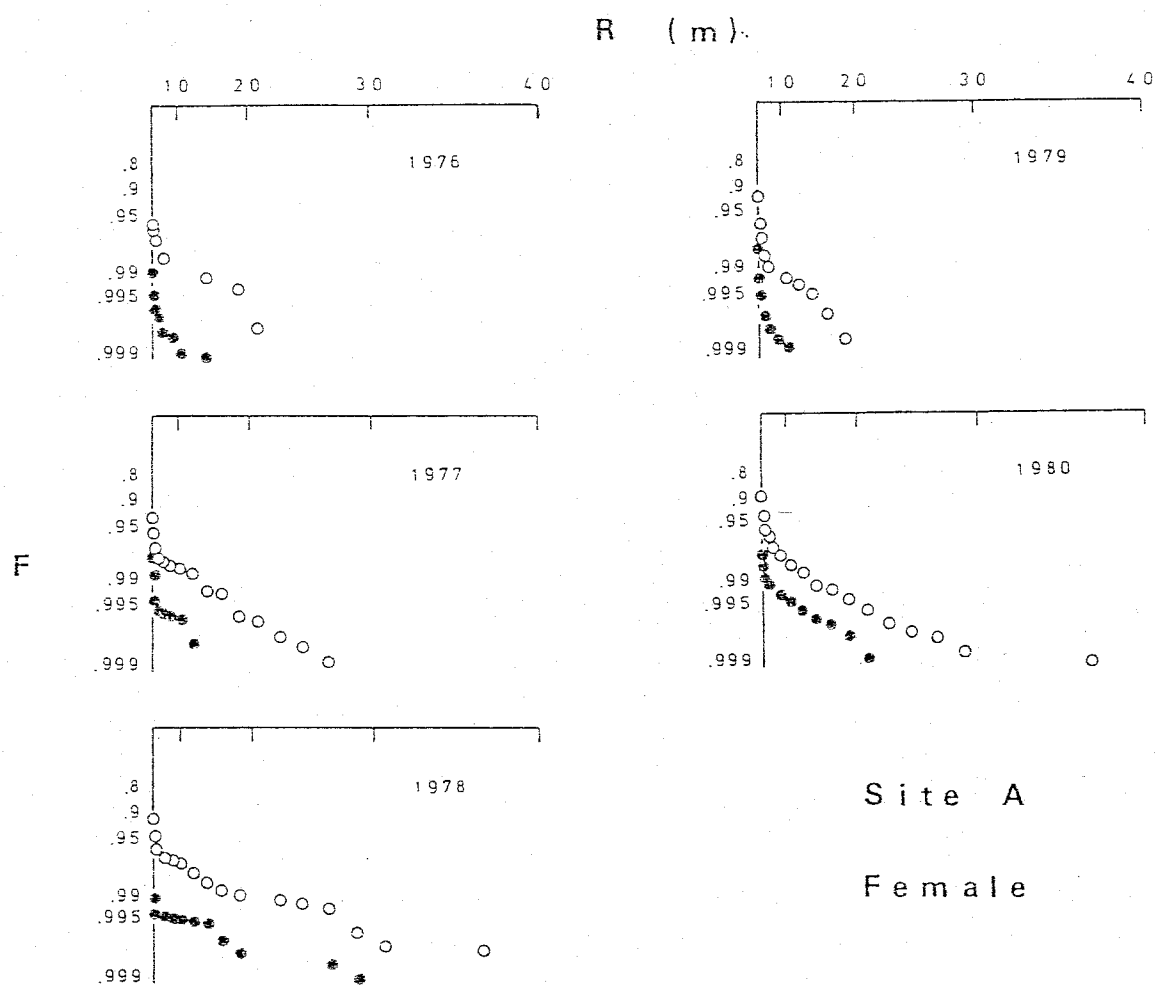


図6-2a. 成虫の動きのデータに対する Inoue (1978) の回帰分析法の適用例 (調査地A、雌成虫)。  
 (○)、越冬成虫; (●)、新成虫。詳しくは本文参照。

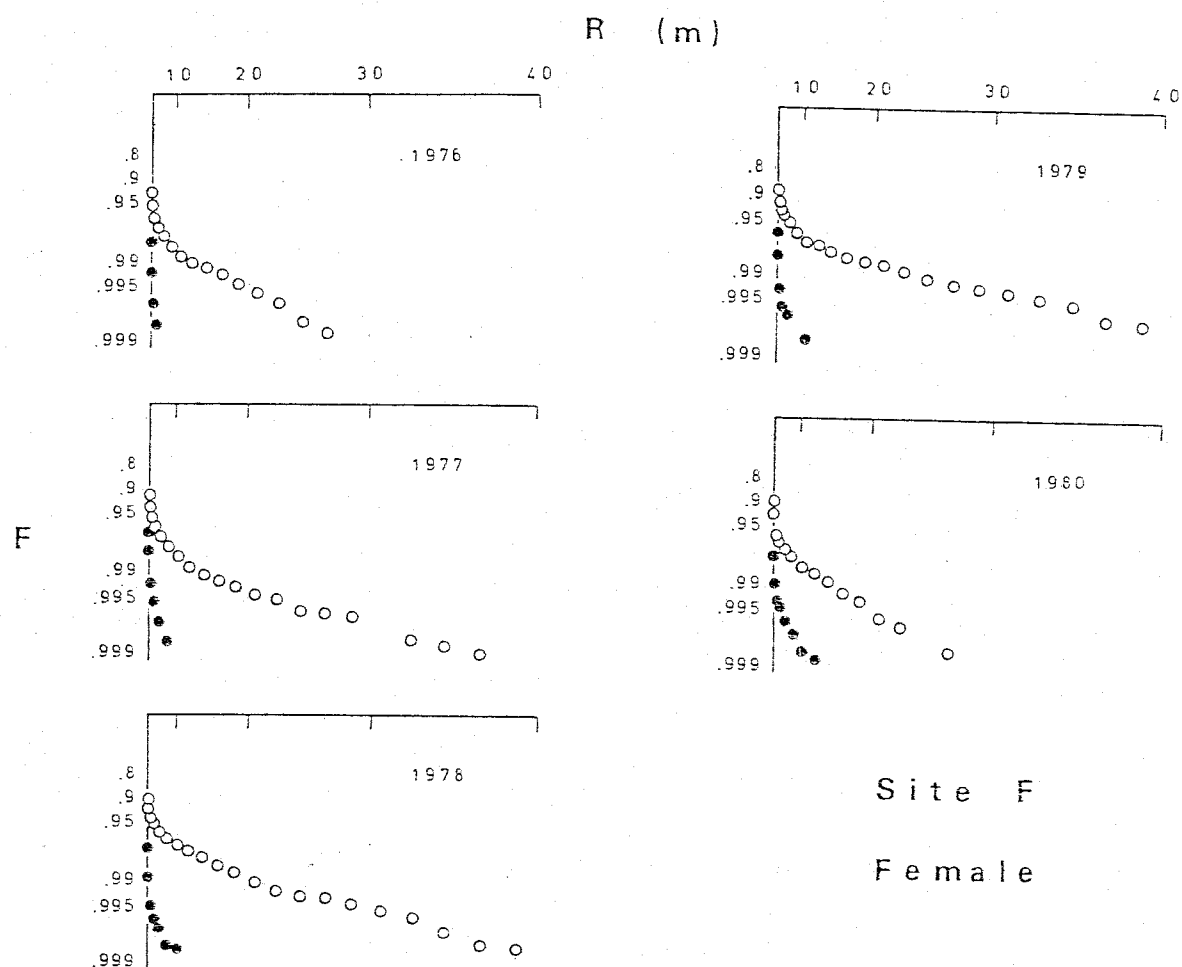


図6-2b. 成虫の動きのデータに対する Inoue(1978)の回帰分析法の適用例(調査地F、雌成虫)。  
 (○)、越冬成虫; (●)、新成虫。詳しくは本文参照。

表6-4a. Inoue (1978) の回帰分析法で推定した働きの新パラメータの値 (調査地A).  
詳しくは本文参照。

Year	Sex	Overwintered adult					Newly-emerged adult						
		Mean	$\sigma^2$	$\phi$	$A$	$\beta_s$	$R_0$	Mean	$\sigma^2$	$\phi$	$A$	$\beta_s$	$R_0$
1976	male	.234	3.04	.975	84.7	-	-	.098	2.07	.995	257.1	-	-
	female	.380	7.12	.980	227.8	1.6	2.5	.051	0.81	.997	95.4	-	-
1977	male	.491	8.20	.970	155.0	1.6	2.4	.129	1.62	.991	123.5	-	-
	female	.413	7.02	.978	236.4	1.5	2.4	.094	1.08	.994	118.0	-	-
1978	male	.503	9.08	.977	385.6	14.1	7.4	.122	1.93	.996	375.8	-	-
	female	.656	13.46	.971	405.2	13.7	7.1	.149	2.80	.994	457.0	-	-
1979	male	.517	7.01	.983	252.9	7.0	5.4	.088	0.84	.995	95.7	-	-
	female	.318	3.77	.985	180.7	3.1	3.7	.063	0.71	.997	128.4	-	-
1980	male	.642	9.28	.981	376.1	14.3	7.7	.217	3.65	.990	283.3	5.6	5.1
	female	.586	9.30	.977	264.6	10.7	6.5	.156	2.55	.991	212.4	1.2	2.4

表6-4b. Inoue(1978)の回帰分析法で推定した動きの各パラメータの値(調査地F).  
詳しくは本文参照.

Year	Sex	Overwintered adult					Newly-emerged adult						
		Mean	$\sigma^2$	$\phi$	$\rho_1$	$\rho_2$	$R_0$	Mean	$\sigma^2$	$\phi$	$\rho_1$	$\rho_2$	$R_0$
1976	male	.649	15.34	.979	586.4	10.0	6.3	.106	2.28	.993	78.5	-	-
	female	.429	6.18	.978	249.0	6.1	4.9	.041	0.19	.997	32.5	-	-
1977	male	.694	12.40	.975	377.1	12.1	6.8	.095	0.62	.994	77.0	-	-
	female	.578	10.18	.988	519.6	21.0	9.8	.095	0.71	.995	85.2	-	-
1978	male	.963	17.67	.966	416.8	18.3	8.1	.094	0.71	.993	64.0	-	-
	female	.870	17.83	.979	654.3	34.9	11.9	.085	0.95	.996	114.4	-	-
1979	male	1.164	21.30	.959	422.1	20.5	8.3	.111	1.09	.991	87.9	-	-
	female	.975	22.16	.977	779.7	27.0	10.3	.102	0.74	.994	84.2	-	-
1980	male	.866	13.15	.946	156.0	3.5	3.3	.117	1.42	.993	171.3	-	-
	female	.623	10.02	.970	229.1	5.8	4.6	.086	0.86	.994	91.5	-	-

内に収まる小さなスケールの動きをしており、残りの2%の個体のみが半径2.5m以上のより大きなスケールの動きをしたといえる。この回帰分析法の適用の結果、移動分散について以下の特性が明らかになった。(a)新成虫の日単位の定着率( $\phi$ )は、越冬成虫に比べてより高い値を示した。たとえば、調査地Aでは、日単位にみて99%以上の新成虫が全く動かなかったのに対して、越冬成虫での割合は97-98%であった。同様に調査地Fでは、新成虫と越冬成虫とでそれぞれ99%以上と94-98%であった。(b)移動個体について動きの活発さ( $\rho_e$ )を比較すると、やはり越冬成虫の方が新成虫よりも活発に遠い株まで移動していることがわかる。また、この傾向は、調査地Fでより顕著であった。(c)両個体群の動きの特性を比較すると、越冬成虫では調査地Fの方がAに比べ定着度は低く、動きの活発度はより高い値を示した。新成虫については、むしろ逆に調査地Aの方がより活発に動く傾向が認められた。(d)越冬成虫の二つの異なるタイプの動きは、 $R_0$ の値(2-10m)から判断すると、それぞれアサミのパッチ内およびパッチ間移動に相当するものと考えられる。また、この場合、 $\rho_s$ に比べ $\rho_e$ の値は著しく大きく、一旦アサミのパッチから移出すると、かなり長距離を移動する傾向があることを示している。また、新成虫の動きの大部分は、ここで示したパッチ内移動であるとみなされる。

この回帰分析法を用いる時の問題点は、長距離を

移動した少数の個体のデータが、回帰直線の傾きおよび切片に大きな影響を与えることである。動きの活発度について再度検討するために、日あたり移動距離のバリエーション( $\sigma_r^2$ )を用いて比較してみよう(表6-4a-b)。 $\sigma_r^2$ は動きの活発度を評価する上で、活発度係数とともに、より適切な示数である(Okubo 1980)。 $\sigma_r^2$ と回帰分析法で得られた各パラメータとの間には次の関係が成立する。

$$\sigma_r^2 = \phi \rho_s + (1 - \phi) \rho_e$$

越冬成虫と新成虫の動きの活発度をこの示数( $\sigma_r^2$ )によって比較すると、両者の差は歴然としている。調査地Aでは越冬成虫の $\sigma_r^2$ の値は3.0-13.5 m<sup>2</sup>/dayであるのに対し、新成虫では0.7-3.7 m<sup>2</sup>/dayと低い値を示した。同様に、調査地Fでは越冬成虫と新成虫でそれぞれ6.2-22.2 m<sup>2</sup>/dayと0.2-2.3 m<sup>2</sup>/dayとなり著しい差異が認められた。結局、新成虫に比べて越冬成虫が、また同じ越冬成虫であっても調査地Aに比べてFがそれぞれ移動分散傾向がより強いというこれまでの結論は、日あたり移動距離のバリエーションの比較によっても強く支持された。

## 2. 繁殖成虫の移動分散行動と産卵場所選択

このように、新成虫の移動分散能力は極めて低く、多くの個体が越冬に入るまで羽化したアサミのパッチ内に留まる傾向を示したのに対し、越冬後の繁殖

成虫は産卵活動の活発化に伴い、頻繁に株間移動を行う。したがって、本種の移動分散行動は繁殖過程において重要な意義を持つと思われる。ここではバッチ状に分布するアザミ株に対する空間的な産卵場所選択という観点から解析を進めよう。

繁殖期間中の成虫の動きの特性をより詳しく調べるために、動きの活発さの示数( $\sigma_r^2$ )の季節変化を図6-3 a-b に示した。 $\sigma_r^2$ の値は明瞭な季節変化を示し、成虫の動きの活発度が繁殖期間中に大きく変化していることがわかった。つまり越冬成虫の移動分散行動は繁殖期の前半にあたる5月下旬から6月中旬にかけて最も活発になり、個体の移動範囲も拡大される。その後6月後半以降になると、移動分散の活発度は急速に低下する。この繁殖成虫の移動分散のピークが、ちょうど産卵活動の最も活発な時期と一致している事実は非常に興味深い。つまり、繁殖雌成虫はバッチ状に分布しているアザミの株間を頻繁に移動しながら、産卵活動を行っているのである。動きの活発度を両調査地で比較すると、ピーク時の $\sigma_r^2$ の値は、調査地 A で  $20\text{m}^2/\text{day}$  以下であるのに対し、調査地 F では  $60\text{m}^2/\text{day}$  近くになることもあり、この時期の活発度の違いが兩個体群の移動分散の特性に大きな影響を与えている。以上のことから、本種の繁殖成虫の株間移動の頻度は明瞭な季節変化を示し、この移動分散の活発化は産卵行動と密接な関係にあることが明らかになった。この事実は、繁殖雌成虫による



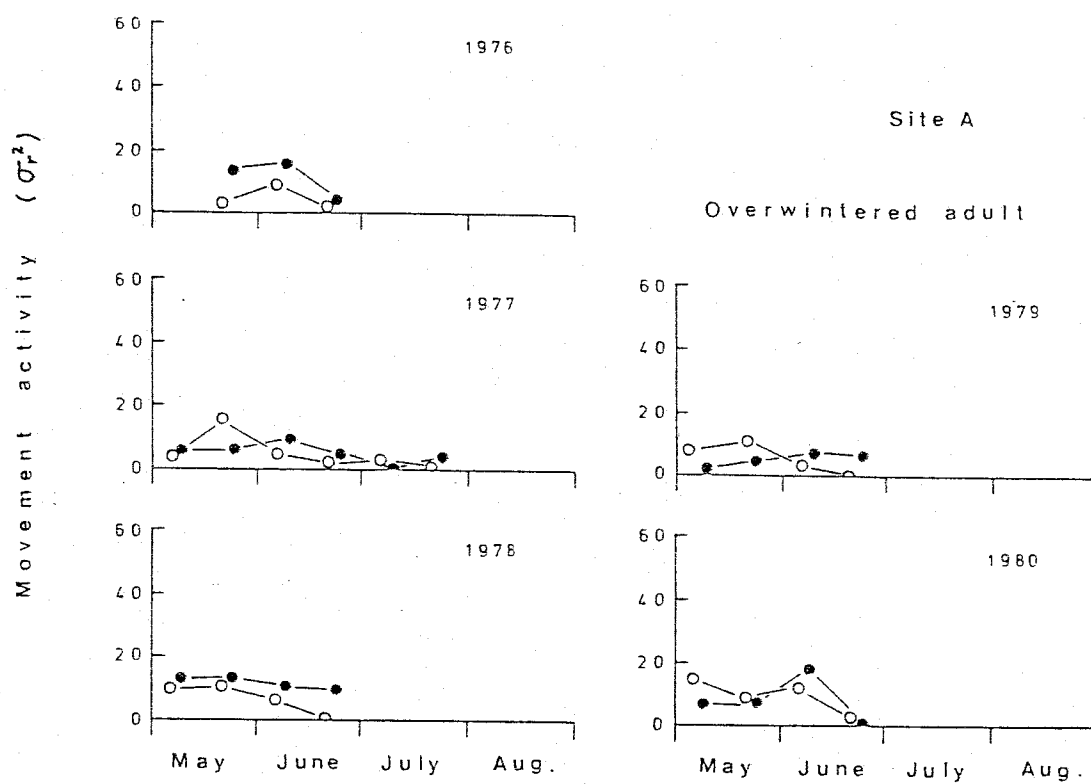


図6-3a. 越冬成虫の日あたり移動距離のバリエーション( $\sigma_r^2$ )の季節変化(調査地A)。(—o—)雄成虫; (—●—)雌成虫。

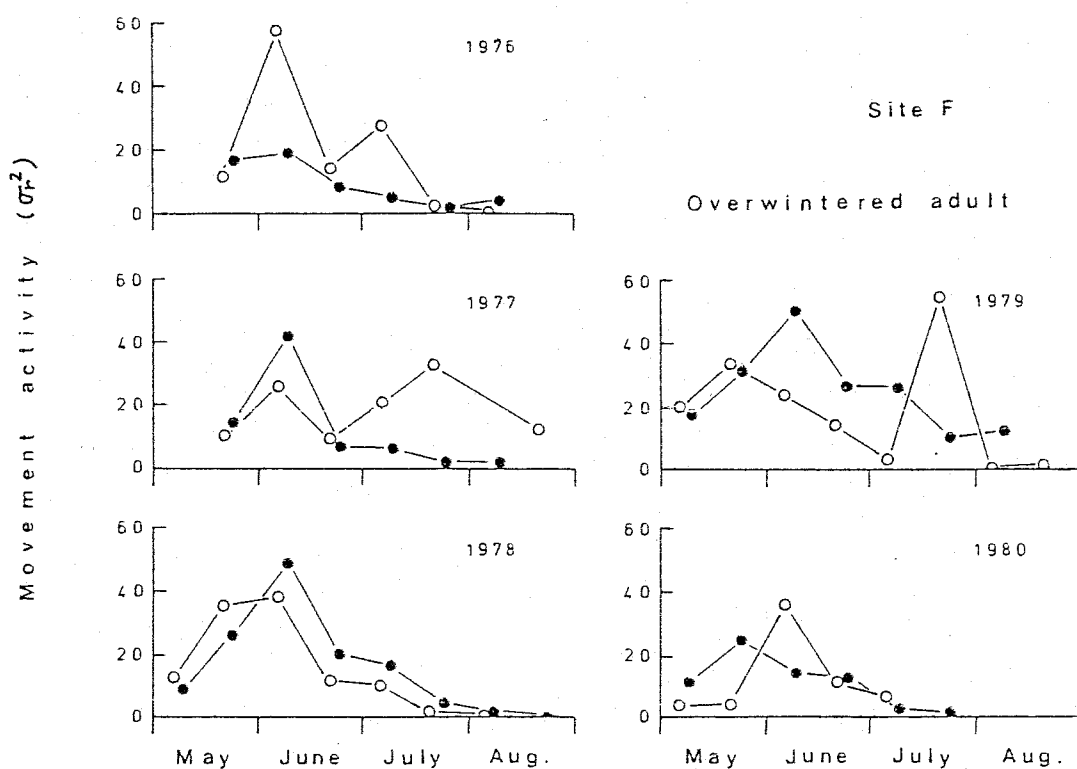


図6-3b. 越冬成虫の日あたり移動距離のバリエーション( $\sigma^2$ )の季節変化(調査地F)。(—○—)、雄成虫; (—●—)、雌成虫。

株間移動が繁殖過程を通して、産卵場所選択という点で大きな役割を果たしていることを示している。

繁殖過程での産卵場所選択に関して、寄主植物の好適度の重要な指標となる株サイズについて調べてみよう。茎数で表した株の大きさと、そこに産まれた卵塊数との関係を調査地別に図6-4a-bに示した。多くの場合、両者の間には正の相関が認められ、卵塊数は株サイズに依存していることがわかった。調査地Aの1976年と1977年について統計的に有意な相関がみられないのは、茎数の多いわりに産卵数の非常に少ない2-3の株が存在したことによると思われる。これらの株の茎は他の株に比べ非常に細く、そのため実際の大きさは茎数から期待されるよりもはるかに小さなものであった。したがって、大きな株にはより多くの卵が産まれるという一般的な傾向は、これらの株についても十分あてはまるものと考えられる。また、両者の相関が調査地Aで多少とも低いのは、産卵が特定の株に集中する傾向によるものと思われる。

このように、各株に産まれた卵数と株の大きさとの間には密接な関係があることがわかった。次に、繁殖成虫による空間的な資源利用の結果としての卵の空間分布について、株サイズをもとにして解析を進めていこう。株サイズを標準化するために、各株の大きさを茎数をもとにそれぞれ5段階(1-4、5-8、9-12、13-16、17本以上)に分類した。図6-5a-bに、繁殖期間を通しての株および茎あたりの卵密度、ならび

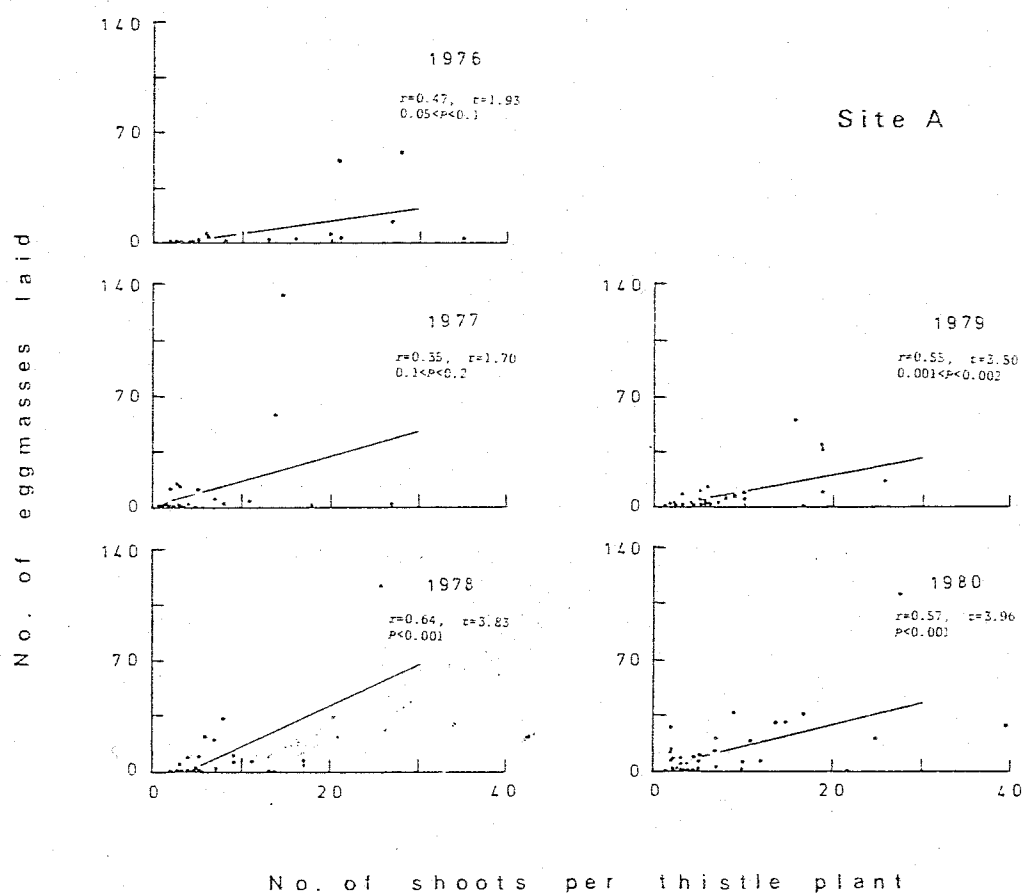


図6-4a. 株あたり基数とそこに産まれた卵塊数との関係  
(調査地A)。

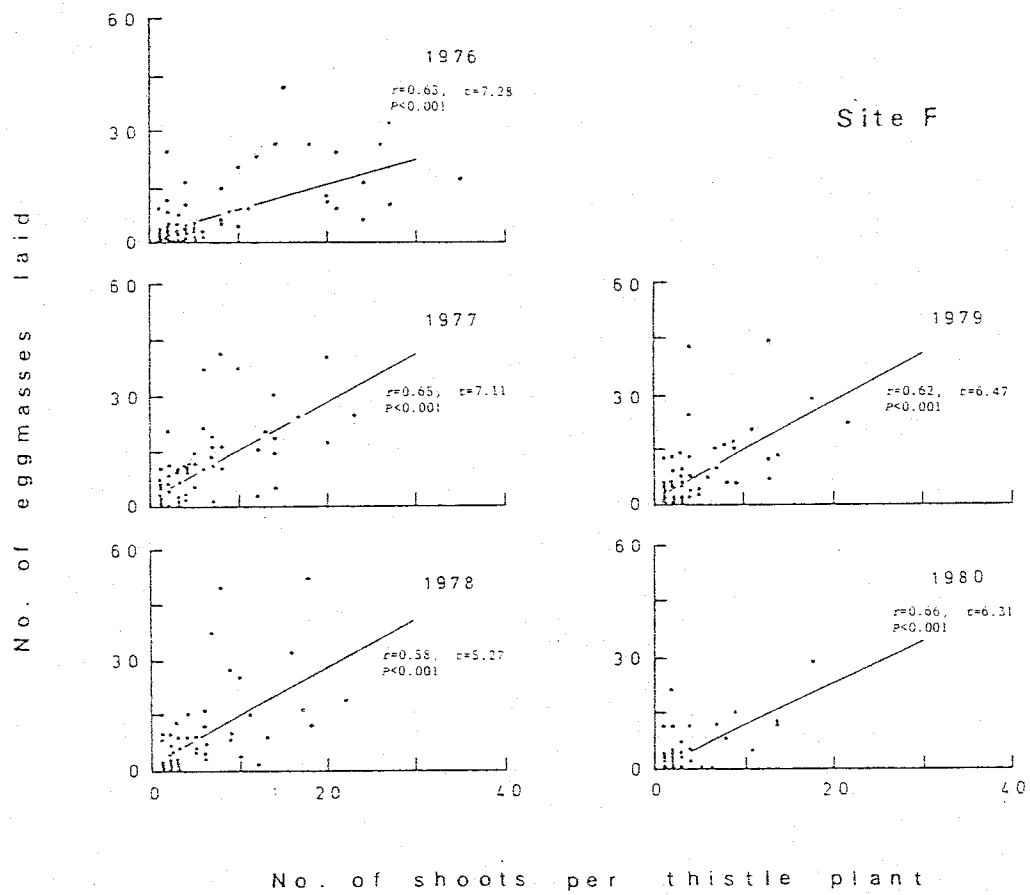


図6-4b. 株あたり基数とそこに産まれた卵塊数との関係  
(調査地F)。

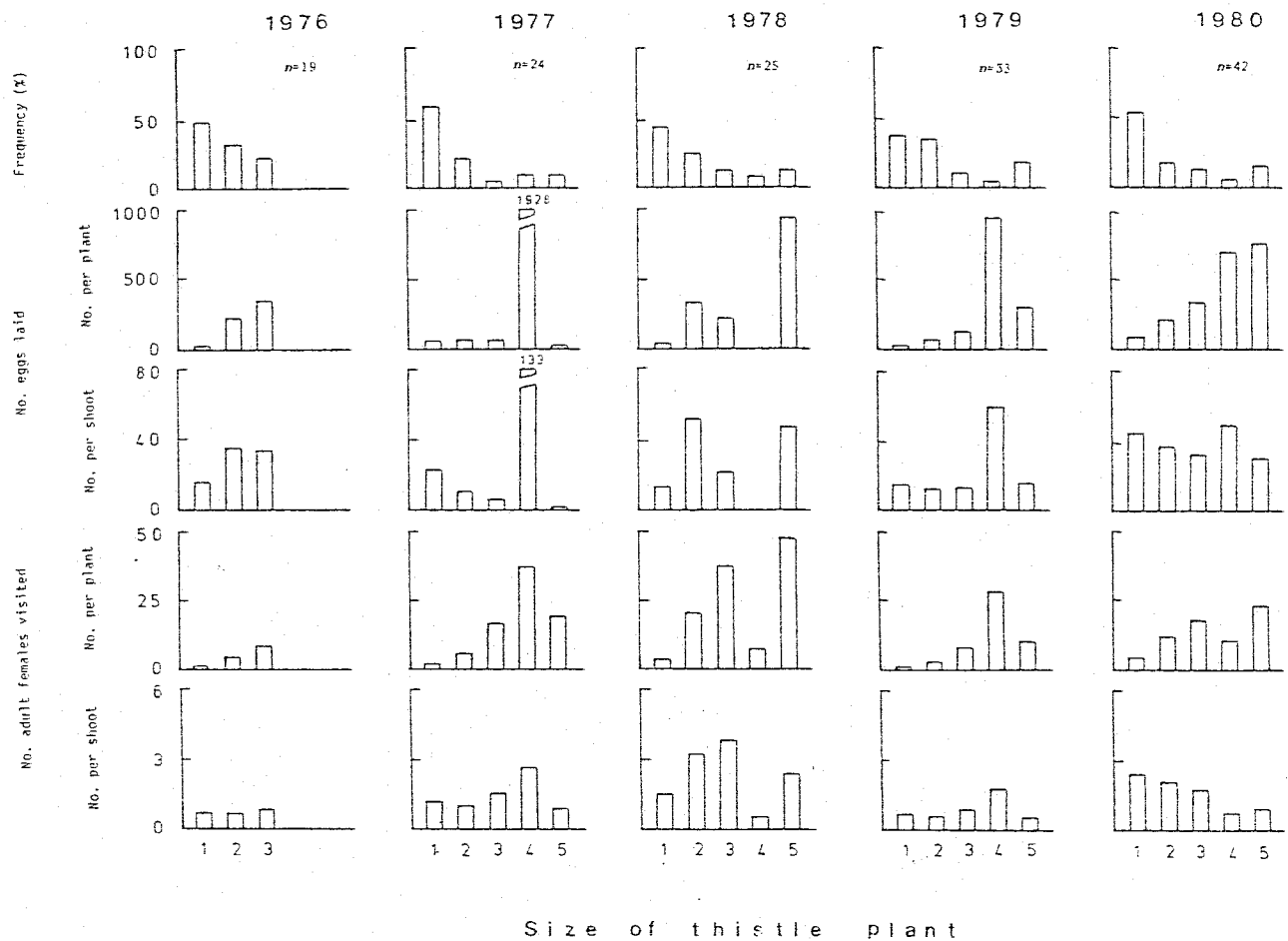


図6-5a. 株サイズ別の産卵密度と飛来雌成虫密度（株および茎あたり  
 個体数の二通りで示した）と各サイズの株数の頻度分布  
 （調査地A）。株サイズ1-5は株あたり茎数がそれぞれ  
 1-4、5-7、8-11、12-16、17本以上に対応している。



図6-5b. 株サイズ別の産卵密度と飛来雌成虫密度(株および茎あたり  
個体数の二通りで示した。)と各サイズの株数の頻度分布  
(調査地F)。株サイズ1-5は株あたり茎数がそれぞれ  
1-4、5-7、8-11、12-16、17本以上に対応している。

に飛来雌成虫密度をこの株サイズ別に示した。この図から、産卵雌成虫の株間移動による各アザミ株の空間利用の結果について、以下のような様式が明らかになった。(a)株あたりの産卵数と雌成虫数は、株サイズに依存して増加する。しかし、調査地Aでは、特定の株サイズに極端に集中する場合もあった。(b)茎あたりの産卵数と雌成虫数の株サイズによる変異は、株あたり密度のそれよりかはるかに小さなものである。たとえば、調査地Fでは株サイズにかかわらず、茎あたり産卵数は30-40卵の間に収まっていた。(c)この茎あたり産卵密度の均一化は、上流の調査地の方が下流の調査地に比べてより顕著であった。

ここで示した産卵密度の空間的な均一化、つまり食物資源量に対する産卵数の株サイズ間での一定化、は明らかに雌成虫の株間移動によって達成されたものである。では、この産卵密度の空間的な均一化の進行の過程を、繁殖期間を通して調べてみよう。産卵密度の株サイズ間の変異の大きさを評価するために、5年間の各株サイズの累積産卵数の対数値のバリエアンスを半月ごとに計算し、その季節変化を図6-6に示した。調査地Fにおいて、バリエアンスの値は5月下旬から6月上旬にかけて著しく減少しており、この期間に産卵密度の株サイズに対する一定化が急速に進行したことを示している。また、このバリエアンスの大幅な減少期は、常に雌成虫の動きの活発度のピークと一致していた(図6-3参照)。この動きの



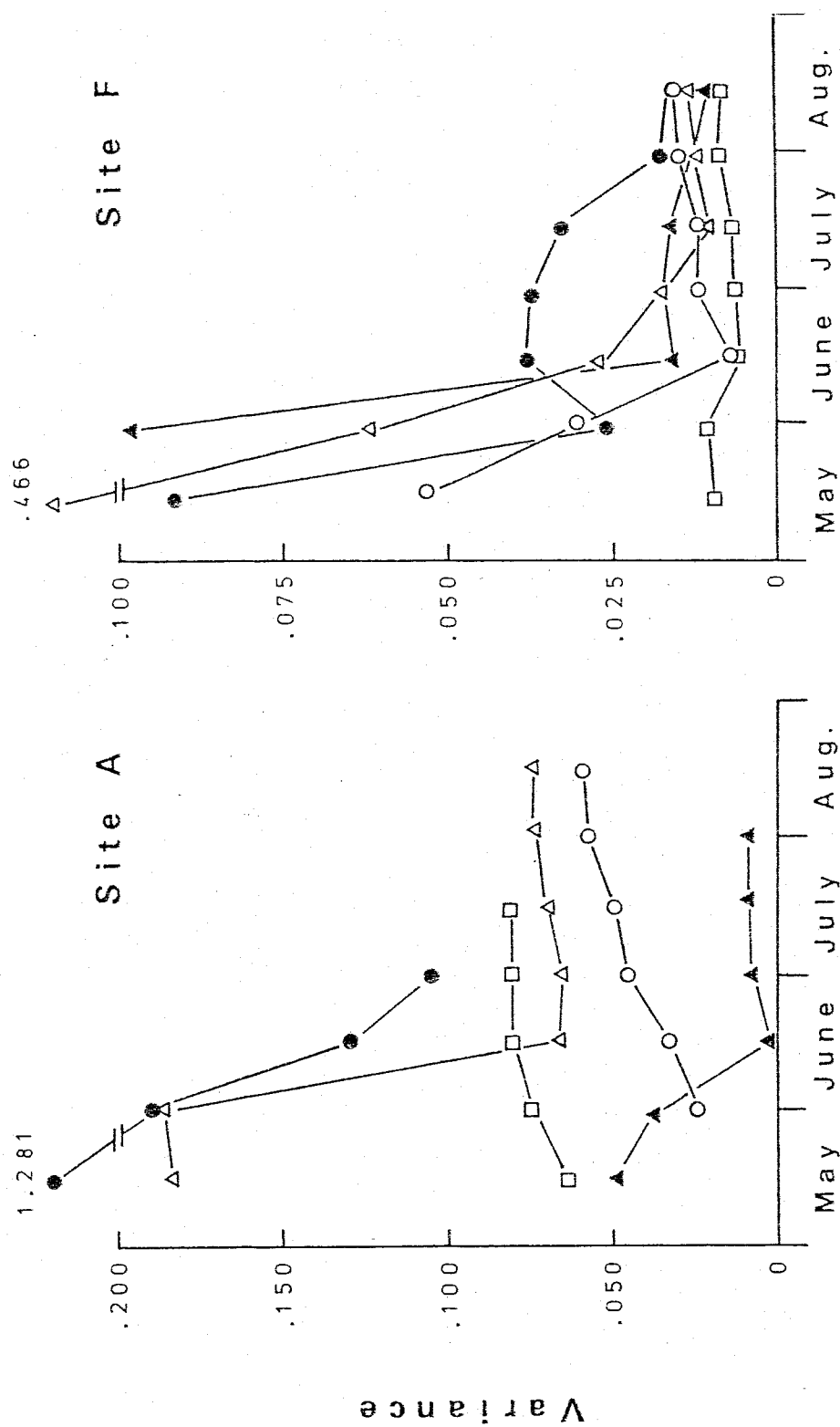


図6-6. 累積産卵密度(アサミ100茎あたり卵数)の株サイズ間のバリアンスの季節変化。  
 (-○-)、1976; (-△-)、1977; (-□-)、1978; (-●-)、1979; (-▲-)、1980。  
 ただし、調査地Aの1977年のデータのみ  $\frac{1}{10}$  のスケールである。

活発度のピークと産卵密度の均一化の時間的一致は、調査地 A でも認められたが、ここでは成虫の移動分散の活発度が低く、バリエーションの季節的な減少がはっきりしない年もあった。これらの事実は、資源量に対する産卵数の空間的な均一化が、繁殖期前半での産卵雌成虫による頻繁な株間移動によって急速に達成されているということを示している。

## 論 議

### 成虫の移動分散活動の特性

本種にとって株間移動がおこりうるのは、基本的に成虫期のみに限られている。幼虫の株間移動の能力を評価するために行ったマーキング調査の結果から、食害度の高い株であってもそこから移出する個体はほとんどなく、また移出しても到達できるのはせいぜい 2-3m 以内の隣接の株に限られることが明らかになった(大串、未発表)。つまり、卵や幼虫の空間分布は繁殖成虫のアザミの株間移動に大きく依存していると考えられる。このため、一般にパッチ状にアザミが分布している本種の生息地では、特に繁殖成虫の株間移動の頻度とその移動距離によって示される移動分散活動の特性が、個体群の空間構造の決定において最も重要であると考えられる。

Southwood (1962) は種々の昆虫の移動分散の特性に関するそれまでの知見を総括し、生息地の時間的な安定性との関連から、移動分散を二つのカテゴリー、

つまり生息地の条件に反応して移出し、より好適な生息地に到達するための大規模な移動 (migratory movement) と、生息地内で日常的にみられる頻繁なより短距離の動き (trivial movement) に分類した。彼はこの migratory movement を時間的に不連続かつ不安定な生息地に対する適応であり、trivial movement は逆に、時間的に連続かつ安定な生息地に対する適応であると考えた。本種成虫の分散能力は非常に限られたもので、動きの大部分が比較的近い株間でおこっている。さらに、食物資源であるアザミは世代を通して連続的に利用できる。これらの事実から、本種の動きは新たな生息地を開拓する migratory movement ではなく、生息地内部で完結している trivial movement であると考えられる。

マーキング法を用いた詳細な調査の結果、本種成虫の移動分散活動について、次のような特性が明らかになった。第一に、新成虫は極端に定着的で、多くの個体は越冬に入るまで羽化したアザミのパッチ内に留まっているのに対し、越冬後の繁殖成虫はより活発な分散行動を示し、頻繁な株間移動が認められた。また、越冬成虫の移動距離は、アザミの空間分布による制約をほとんど受けていなかった。第二に、繁殖成虫の動きの活発さは産卵活動のピークと一致し、5月下旬から6月上旬にかけて最も高くなるという顕著な季節的变化を示した。第三に、上流の生息地での越冬成虫の動きは、下流の生息地に比

べより活発であり、またその季節的変化もより明瞭に認められた。逆に、新成虫の動きについては、個体群密度が高く、食物資源の悪化の進行が早い調査地 A の方が活発な傾向を示した。

本種の比較的小さな分散能力、特に新成虫の著しく高い定着性については、他地域の個体群でも報告されている (Hinomizu 1976; Kimura 1978; Nakamura & Ohgushi in press)。第4章で示したように、越冬前期間は食物資源の量的減少と質的低下が最も進行する時期であり、生息地の食物条件は不可逆的に悪化する。このような不適な時期を過ごす新成虫の移動分散能力が極端に低いという事実は、分散能力と環境条件の空間的な異質性の関係を考える上で非常に興味深い。

本種の同属近縁種で、ジャガイモをはじめとするナス科植物の害虫であるオオニジュウヤホシテントウは、成虫の移動分散特性が本種と全く逆の傾向を示すことが知られている (Iwao et al. 1963; Iwao 1971)。つまり、繁殖期での成虫の動きは非常に制限されており、越冬地から一旦ジャガイモ畑に侵入すると、ほとんど動くことなくその内部で繁殖活動を終了する。これに対し、新成虫はジャガイモの収穫や枯死などにより、他のナス科植物に移動しなければならず、そのために高い分散能力を持っている。オオニジュウヤホシテントウが本種同様年一化性の近縁種であるにもかかわらず、このように対照的な移動分

散特性を示すという事実は、これら二種の食植性テントウムシの生活史を規定する移動能力の発達に、食物資源の季節的变化の違いが大きな影響を与えてきたことを示唆している。

繁殖成虫による産卵場所選択と個体群の空間的な安定性

卵の空間分布は、繁殖期間での産卵雌成虫の株間移動に大きく依存している。したがって、繁殖成虫の産卵場所を介しての空間的な資源利用の様式を評価するためには、成虫の株間移動の実態と卵の空間分布との関係を明らかにする必要がある。本種の繁殖成虫の移動分散能力は、既に示したように、産卵活動と同調して活発化する。このことは成虫の移動分散行動が、産卵場所決定という繁殖過程の空間的な側面において大きな役割を担っていることを強く示唆している。

既に示したように、単位資源量としての茎あたりに換算された卵密度の株間変異は、産卵初期には大きなものであったが、成虫の移動分散活動がピークになる5月下旬から6月上旬にかけて急激に小さくなり、どの大きさの株も茎あたり卵密度が著しく均一化する傾向がみられた。さらに、この空間的な卵密度の均一化は、成虫の分散行動がより活発にみられる上流の生息地でより顕著であった。これらの事実から、資源量に対する産卵密度の均一化が、繁殖期前半での産卵雌成虫のより頻繁な株間移動によっ

て達成されていることは明らかである。この産卵行動は、特定の株に対する産卵の集中化を避けることにより、移動能力のない幼虫期の種内競争を緩和する機能を持っていると考えられる。産卵密度の均一化が十分達成されない調査地Aでは、捕食圧が低いこともあり、卵密度のかなり高い株では顕著な食害による幼虫の餓死や羽化成虫の著しい小型化がみられることもあった。

このように、繁殖過程での成虫の活発な株間移動は産卵密度の空間的な均一化を達成することにより、資源の空間的な利用効率を高めるという機能を持つことは明らかであり、前章で示した卵吸収による産卵調節とあいまって本種の個体群動態特性を規定する重要な繁殖戦略であるとみなすことができる。

## 第7章 総括

これまでの章で、コブオオニジュウヤホシテントウの個体群過程の構造、変動する食物資源に対する個体群の動的平衡、その動的平衡の基本メカニズムである繁殖戦略の実態について詳しく述べてきた。最後に、本研究で明らかになった事実をもう一度整理総括し、序論で提起した問題について、現時点での結論をまとめておこう。

### 1. 個体群過程の基本構造と動態特性

本種の個体群過程は、基本的に越冬成虫から卵までの密度依存的な個体数制御機構の作用が主体となる繁殖過程と、卵から新成虫までの外的環境要因の密度に依存しない攪乱要因が主体となる生存過程という機能的に異なる二つの要素によって構成されている。個体群の年次変動様式に対する寄与という観点からみれば、次のような対照的な作用が認められた。すなわち、卵期以降発育段階が進むにつれて、環境要因の攪乱作用の結果、個体群密度の年次変動の幅は増大する。しかし、この個体数変動の増幅は繁殖過程での制御機構の働きによりその大部分が解消され、産卵密度は羽化成虫数の多少にかかわらず食物資源量に対して毎年ほぼ一定となる。一方、下流域と上流域の個体群の間には、成虫羽化までの増殖率や羽化から繁殖までの新成虫生存率などの動態特

性に関する基本パラメータに関して明瞭な差異が認められた。個体の内的性質に関する兩個体群間の差の有無については今後さらに検討する必要があるが、現時点ではこの個体群間の動態特性の差異は、個体群過程の基本構造の枠内でとらえるのが妥当であろう。つまり、各個体群の基本構造は共通しており、その動態特性は生存過程での個体群の生活史特性と環境要因の作用に大きく依存していると考えられる。特に、第4章で示したように、温帯地域に特有の季節性という環境の周期的かつ予測可能な変動性に大きく規定された捕食や気象要因などの外的環境要因の作用と食物資源としてのアサミの量および質の季節的变化が、本種の個体群過程を通してその動態特性を決定する上で主要な役割を果たしているという事実は、環境の変動性と個体群動態との関係を理解する上で極めて重要である。

## 2. 個体群の動的平衡とその基本メカニズム

上に述べたように、繁殖過程で働く個体数制御機構は、本種個体群の基本的属性であり、この作用によって食物資源量の変動に対して個体群密度は常に安定化され、両者の間に動的平衡が維持されているのである。この制御過程の注目すべき特徴は、産卵密度がアサミの現存量に対して成虫期の何らかの生物学的、行動学的なプロセスによって決まる閾値を持っており、卵が無制限に産まれて食物資源の物理



的な絶対量によって個体数が制限されるという状況とは根本的に異なっているという点である。

京大芦生演習林内に生息する本種個体群を3年間にわたって調査した Nakamura & Ohgushi (1979, 1981, in press) は、本種の個体群サイズが極めて安定している事実を明らかにし、個体群の制御機構が、越冬直後のアザミ株上での個体間の相互干渉によってひきおこされる繁殖成虫のアザミ群落間移動によるものであると結論した。本研究ではより広範な解析によってこのことを確認するとともに、個体数が年々変動する資源量に対して制御されているという事実を明らかにした。この事実をもとに、個体群の安定化に対する繁殖成虫のパッチ間移動の役割について再度検討してみよう。既に明らかにしたように、本種の個体数制御のプロセスには、1) 株間移動による産卵場所選択、2) 卵吸収による産卵停止という独自の産卵戦略が大きな役割を果たしている。では、この二つの産卵戦略が資源量に対する個体数制御(動的平衡の維持)にそれぞれどのように貢献しているかという問題をここでは簡単な例を用いて考えてみたい。

今、生息地が複数のパッチによって構成されているとする。本種の場合、アザミ株あるいは群落がこのパッチに相当すると考えてよい。産卵過程で達成される資源量に対する個体数制御(動的平衡)の実現の度合いを評価するためには、生息地全体の資源量の変動に対して産卵数がどの程度同調するかをみれば

よい。ここでは、上記2種類の産卵戦略がそれぞれ単独で働いた場合について考えてみよう。

#### a) 株間移動のみおこる場合

株間移動によって成虫が到達した全てのパッチで産卵が行れることにより、資源量に対する卵密度は空間的により均一化され(第6章参照)、餌利用効率は高くなる。しかし各パッチでの産卵数はそのパッチに飛来した雌成虫数に依存する。このためパッチの総和である生息地全体の産卵数もまたそこに加入した繁殖成虫数によって一義的に決まり、資源量に影響されることはない。したがって変動する食物資源量に対する産卵数の同調(資源量との動的平衡の維持)は困難である。もっとも、これは株間移動によるリスクがないと仮定した場合の結論であり、移動による死亡やエネルギーロスがあるならば、成虫の生存過程を通して、総産卵数は資源量の変動に同調することもありうる。この移動に伴うエネルギーロスは繁殖成虫の卵吸収によるエネルギーの節約とともに、繁殖過程における代謝エネルギーの配分という観点から今後明らかにしなければならない重要な問題である。

#### b) 卵吸収のみおこる場合

これは全てのパッチで資源量に対する産卵数の閾値が存在する場合に相当する。つまり、産卵密度が

この閾値に達すると雌成虫はたたちに産卵を停止するのである。既に示したように本種の場合、比較的低い密度レベルにこの閾値が存在する(茎あたり30卵程度)。したがって、成虫のいるパッチの多くは資源量に対する産卵数の均一化が確実に達成されるが、成虫のいないパッチでは当然のことながら産卵は全くおこらない。このような「カラ」のパッチの全体に占める割合とその変動が大きくなるにつれて、資源量の変動に対する産卵数の同調の程度は悪くなり効率的な対応は困難になる。さらに、生息地全体の資源量に対する卵密度で示される個体群の資源利用効率が著しく低下し、空間的な餌の有効的利用という点ではむしろマイナスになる。上の例で示したように、株間移動という戦術のみでは多くのパッチを含む生息地全体の資源との個体数の動的平衡の達成に十分には寄与できない。しかし、卵吸収による産卵停止という戦術のみでもまた資源の変動に十分対応できず、成虫の集中度が高くなるにつれて同調の程度は低下し、卵密度の平均レベルが低くなって個体群全体としての資源利用効率が著しく低下する。これらのことから、卵吸収という産卵戦術が食物資源の有効利用と安定した個体群レベルの維持に貢献するためには、密度に依存した移動・分散によって繁殖成虫の存在しない産卵不可能なパッチをできる限り減らすことが前提条件であることがわかる。結局、成虫の株間移動による産卵密度の空間的な均一化と、

その後続く卵吸収による産卵停止という一連のプロセスによって特徴づけられる。本種の特異的な産卵戦略が、本種個体群の資源量あたり密度の著しい安定化をもたらしている基本メカニズムであるといえよう。

### 3. 繁殖戦略の適応的意義

次に、本種の生活様式の基本特性となっているこのような繁殖戦略が持つ適応的意義について考えてみよう。まず、繁殖成虫が示す一連の行動を季節を追って整理すれば次のようになる。

1) 特定の株で産卵を継続する。(越冬直後—5月中旬)

繁殖に最大限のエネルギーを投資することかできるが、産卵場所の選択はできない。

2) 株間移動を行いながら産卵する。(5月下旬—6月中旬)

産卵場所の選択はできるが、繁殖に投資するエネルギーの減少と移動に伴うリスクが生じる。

3) 卵吸収による産卵停止。(6月中旬以降)

繁殖個体のその後の生存率の上昇を通して繁殖期の延長(2年目繁殖)の可能性が生じるが、この期間中は産卵はもちろんできない。

このように、繁殖雌成虫は産卵期間を通して順次産卵戦略の切りかえ(switching)を行っていると考えられる。では、このような切りかえは個体の繁殖成功度に対してどのような意味を持っているのであろうか。個体が繁殖令に達する子の数を最大化するように自

然選択を受けてきたと考えるならば、上に示した一連の産卵行動の切りかえは、この目的に合致するものでなければならぬ。繁殖成虫にとっての各時期での環境の良し悪しは、その時点で生まれた子の内、繁殖令に達する個体の数の期待値とその個体ごとのバリエーションによってあらわすことができる。第4章で明らかになったように、この期待値を規定する主要因は時期特異的捕食作用、越冬前期間の長さ、発育期の食物資源のストレスであった。このうち最初の二つは生息するアサミの株やパッチによって変化しない要因であるが、資源ストレスは個体群密度に大きく依存するので、株ごとに変異があり、バリエーションの値に深く関与する要因である。産卵初期では、捕食圧が大きく、越冬前期間も長くなるため、次世代に残す子の数の期待値はそれほど高くはない。また、大部分の株ではまだ産卵されておらず、発育期の資源ストレスも働かないのでバリエーションの値は小さい。このような場合、どの株に産卵しても子の数の期待値にはほとんど差がないであろう。また、卵吸収により産卵停止をすると、その後の死亡によって全く産卵できなくなる危険性がある。結局、この時期には雌成虫が越冬直後飛来した株でそのまま産卵を継続することが最も望ましい戦術となろう。繁殖期中期にかかると、捕食と越冬前期間の重要性は低下し、かわって発育期の資源ストレスの影響が大きくなる。この相補作用のため子の数の期待値

は初期に比べ大きく変化することはないが、株によって発育期の資源ストレスの程度に大きな開きが出てくるので、その個体ごとのバリエーションの値は著しく増大するであろう。たとえば、産卵が集中した株では幼虫期での餓死の危険性が高くなるが、一方産卵の少ない株での資源ストレスの影響は小さなままである。そのため、株間移動という戦略に切りかえることによって現在の株よりも条件のよい株で産卵できる可能性が生じる。逆に、特定の株にとどまって産卵を最後まで継続すれば、その株での資源ストレスの増大を招き、その結果、残しうる子の数の期待値が不可逆的に低下することになりかねない。繁殖後期になると、捕食圧はほとんどかからず、また越冬前期間も短縮するが、幼虫発育期の資源ストレスは極度に増大する。したがって残しうる子の数の期待値はそれまでに比べて大幅に低下する。また、この時点までに成虫の株間移動によって産卵密度の空間的な均一化が進行しているので、個体群密度に依存する資源ストレスの株間変異は再び減少し、その結果、バリエーションの値は非常に小さくなる。そのため、移動によって期待値のより高い株で産卵できる可能性は著しく低下する。もしこの時、卵吸収によってその個体の生存率を高め2年目の繁殖が可能になるなら、そのまま産卵を続行するよりも翌年のより好適な時期に産卵することで、より高い期待値が得られる場合が出てくる。つまり、両者の間には

トレードオフ (trade off) が生じるので、この場合には雌成虫は積極的に卵吸収を行うことによって産卵を停止した方がよい。以上のように、雌成虫は繁殖期の各時期において、繁殖令に達する子の数を最大化するという目的により合致した行動戦略をとっているものと思われる。

では、繁殖成虫は何を環境に対する評価基準として、一連の産卵行動の切りかえを行っているのだろうか。第5章で示したように、野外での産卵実験の結果は、卵吸収がアザミ葉の劣悪化に反応しておこることを示した。一方、株間移動を伴う産卵行動への直接的な切りかえの要因についてはまだ明らかではないが、以下の情況証拠はこの産卵行動への切りかえもまたアザミ株の状態に大きく依存していることを示している。すなわち、成虫の移動分散活動の活発化は産卵のピークに一部の株で卵・幼虫の密度が高くなり、食害も目立ち始める時期に同調して起こること、さらに、ムービーカメラを用いた行動観察によると、雌成虫は、飛来した株のすみずみまで頻繁に動き回っていること、などである。分散を伴う産卵行動の適応的意義は、資源ストレスの株間変異が大きくなるほど増すので、資源ストレスの程度を直接反映するアザミ葉の状態は、産卵行動の切りかえにとって最も適した指標であろう。しかし、この環境評価基準としての食物資源の役割については、より直接的な検証のために、食物資源の状態を

厳密にコントロールした実験条件下における繁殖行動についての詳細な研究が不可欠であり、これは今後の問題として残されている。

この産卵戦術の切りかえの際の指標と考えられる資源の価値の変化は、次の三つの要因、1)アザミ自身の生理条件の季節的变化、2)テントウムシの密度上昇に伴う食害の増大、3)洪水などの外的な攪乱要因、に大きく規定されている。このため、これら各要素の作用の大きさの違いによって、ここで示した一連の繁殖行動の順序やその発現時期もそれに応じて変わることが十分考えられる。たとえば、調査地Fでは1979年の6月末の洪水によって、大部分の雌成虫は一斉に卵吸収をおこしたか、アザミ株が洪水の被害から回復するとたちちに産卵を再開した。また、産卵期の後半において資源の多量の更新があれば、卵吸収をひきおこすことなく産卵は続行されるであろう。さらに、繁殖成虫の加入密度が著しく高い場合には、資源ストレスの進行は早く卵吸収も早い時期から発現すると思われる。このような食物資源の変化パターンの違いに応じた産卵戦術の可変性は、個体群の安定性や生活史戦略の観点から非常に興味深い問題である。

以上みてきたように、本種の個体群動態を特徴づける個体群の動的平衡維持は、食物資源の変化に対応する独自の生活様式、特に成虫期の繁殖戦略にその基礎をおいていることがわかった。そしてこの繁



殖戦略は、個体群レベルでは時間的・空間的に変動する資源のより有効的な利用を可能にしており、個体レベルではその繁殖成功度をより高める方策であると考えられた。このような個体群動態や生活史の進化における食物資源の重要性は本種に限ったことではなく、その内容は異なっているとしても食植性昆虫一般にあてはまることであると思われる。Gilbert (1979) は、食植性昆虫の生活史戦略についての一般的理解にとって最も大きな障害は、食物資源の動態に関する我々の極端な認識不足であると指摘したが、まさにその通りであり、食物資源の量的・質的動態と個体群過程におけるその意義の解明は食植性昆虫の個体群生態学における今後の主要研究課題の一つとなるであろう。

## 要 約

本研究は、アサミ類を食草とするテントウムシの一種、コブオオニジュウヤホシテントウの複数の地域個体群について調査を行い、その結果を比較することにより主に次の三つの問題についてその解明を試みたものである。(a)本種の個体群過程はどのような基本構造を持っているのか？(b)個体群の制御が行われているとすれば、それは何に対して、またどのような生物学的メカニズムによって行われているのか？(c)この個体群制御のメカニズムは種の生活様式上の特性としてどのような適応的意義を持っているのか？

調査は1976年から1980年までの5年間、滋賀県北西部の朽木村にある安曇川水系約15 kmに沿って点在している6ヶ所の地域個体群を対象として行った。本種は年1化性で、調査地域では成虫・幼虫ともにモッバラカカノアサミを食草としており、全生活環を通して寄主植物に依存している。成虫に関しては個体識別のマークを施して個体数変動と移動分散の実態を評価し、卵・幼虫・蛹に関しては調査地内の全てのアサミの株ごとに個体数の推移を調査した。

得られた主な結果を要約すれば次のとおりである。

### 成虫個体群パラメータからみた各個体群の特性

1)各地域個体群の季節消長パターンを比較したところ、次のような生活史特性がみられた。下流域で

の越冬成虫の寿命は短く、7月下旬までには大部分の個体が消失する。一方、新成虫の羽化は7月上旬に始まり、その後の個体数増加は急激におこる。これに対して、上流域では越冬成虫の寿命は比較的長く、羽化後2年にわたって生存する個体も認められた。また新成虫の羽化は遅れ、7月下旬に始まり個体数の増加パターンはより緩慢である。

2) 個体群の動態特性を表わす越冬成虫から羽化までの増殖率と羽化から繁殖までの成虫生存率は、両者ともに下流から上流にかけて一貫した傾向変化が認められた。すなわち、下流域の個体群はより高い増殖率と低い新成虫生存率によって特徴づけられていたのに対し、上流域ではその逆の傾向がみられた。

3) 生息地の安定性に関する環境特性についてもまた下流から上流に至るまで連続的な変異がみられた。下流域では食草であるアサミ個体群の時間的・空間的変動はより大きく、植生は貧弱でその大部分が草本によって構成されており、不安定な生息地の特徴を有していた。一方上流域ではこれとは逆に、より安定な生息地の特徴を示した。

4) このように、各地域個体群はそれぞれ独自の個体群特性を示し、それらは下流域から上流域にかけて明確な傾向変化を示すことが明らかになった。

#### 資源量の変動と個体群の動的平衡

5) 調査期間を通しての個体群サイズの年次変動は

両調査地で異なったパターンを示した。つまり、調査地 A では年々個体群サイズの増加がみられたが、調査地 F の個体群サイズは比較的安定していた。

6) アサミ個体群の年次変動についても同様な傾向が認められた。すなわち、調査地 A ではアサミ茎数は調査開始後一貫して増え続けたのに対し、調査地 F では茎数の変動ははるかに小さく安定していた。

7) 資源量に対する個体群密度の年次変動が最も安定するのは卵期であることがわかった。このため、調査期間を通して総産卵数の変化はその調査地でのアサミの年次変動とよく同調していた。

8) その結果、単位資源量あたりの個体群密度(卵期)の5年間の年次変動幅は極めて小さく、調査地 A と F でそれぞれ2.8倍と1.4倍であった。またこの卵期の平均個体群密度は両調査地でほぼ一致した。

9) 以上の事実から、本種個体群は食物資源量に対して動的平衡状態を維持しており、これは繁殖過程で働く個体数調節機構によるものであると考えられた。

### 生存過程と環境要因の季節性

10) 本種の個体群過程は基本的に、密度依存的な個体数安定化機構が顕著に働く成虫期の繁殖過程と、密度独立的な外的要因による個体群の攪乱と不安定化が進む卵期以降翌春の成虫繁殖期前までの生存過程という全く対照的な二つの過程によって構成されていた。

11) 卵期・若令幼虫期の死亡率は一般に高く、またこれを地域間で比較すると上流の調査地下の方が下流の調査地 A に比べてはるかに高い値を示した。野外観察とケージ実験の結果から、卵期の死亡要因は主に捕食とともに食いであり、若令幼虫期のそれは主に捕食によるものであることが明らかになった。特に上流の調査地ではコブハサミムシを主とする捕食者の作用が大きく、この捕食圧の違いが兩個体群の新成虫密度レベルと成虫羽化までの増殖率を決定している第一義的な要因であると考えられた。

12) これにひきかえ、4令幼虫・蛹期の死亡率は低いものであった。4令幼虫期には2種類の寄生蜂による死亡が認められた。

13) 新成虫羽化から越冬までの生存率は、調査地下の方が A に比べて高い値を示した。この成虫生存率の違いは両調査地での羽化から越冬までの期間(調査地 A と F でそれぞれ 70 日と 45 日)の差に大きく依存しているものと考えられた。この差の原因となる羽化時期の決定に際して、繁殖成虫の寿命の長さを反映した産卵期間と、産卵期の前半により強く働く捕食の時期特異的作用が大きな役割を果していることがわかった。

14) 越冬期間中の死亡は主に冬の低温などの気候的ストレスによると考えられた。この冬期死亡は特に小型の成虫および雄成虫でより高率におこり、このため、越冬後の繁殖成虫個体群は越冬前に比べると、

各個体のサイズが大きくかつ雌の割合が高いものに質的に変化する。

15)繁殖成虫の生存率の季節変化は上流・下流の兩個体群でそれぞれ独自のパターンを示した。つまり、調査地Aでは成虫生存率は季節の進行とともに一貫して低下するのに対して、調査地Fでは6月中旬までは同様な減少傾向がみられるが、その後成虫生存率は再び回復する。この繁殖期後半での生存率の差が、越冬成虫の寿命の兩個体群間の差の主な原因であると考えられた。

16)6月の梅雨と9月の台風による大規模な洪水は、時として川岸近くに成育するアサミに依存しているテントウムシ個体群に大きな被害を与える。しかし、洪水による死亡率には、生息地の条件や発育段階の違いなどにより大きな変異がみられた。

17)食物資源としてのアサミの葉の量ならびに質は、アサミ自身の発育パターンやテントウムシによる食害の進行などに伴って特定の季節変化を示した。テントウムシの個体群密度が相対的に高い下流の調査地では、食物ストレスがより厳しくなり幼虫期の種内競争の結果羽化成虫の小型化がより顕著になる。このため個体のサイズに依存した越冬虫の死亡はより強く作用すると考えられた。

18)各地域個体群の動態の基本パラメータの比較および特定の個体群の出生時期を異にするコホートの生存過程の比較によって、環境の季節性を反映した

外的環境要因と生活史パターンが個体群の動態特性に対して時間的および空間的に大きな影響を与えていることが明らかになった。

### 繁殖戦略と個体数調節の機構

19) 調査地 A(下流)と F(上流)で個体群の産卵特性を比較したところ、調査地 Aの方が産卵期間が短いことと、それが前半に偏る傾向があることがわかった。また産卵期の進行とともに卵塊サイズの減少がみられた。

20) 個体あたり実現産卵数は繁殖期前半ではどの年も比較的一定であるのに対し、後半になると年次によって大きな変異がみられた。一方、累積産卵密度の年次間の変異は季節の進行とともに小さくなり、産卵末期になると資源量に対する産卵数は毎年ほぼ一定のレベルに達した。このことから、産卵後期により顕著になる個体あたり産卵数の変化が産卵密度の一定化に大きく貢献していると推測された。さらに個体あたり産卵数は成虫密度の影響を直接的には受けておらず、個体群レベルの上昇に伴って増大する食害などによるアサミ葉の条件の劣悪化に反応して変化することが示唆された。

21) 野外でのケージを用いた産卵実験によると、テントウムシによる食害が早く進行する高密度のケージでは、産卵期間は自然個体群に比べて早く終了した。また、一旦産卵を終了した成虫も新鮮な株に移

すと産卵を再開した。さらに解剖により、低密度のケージの個体の卵巣は正常であったのに対し、高密度のケージでは全ての個体が卵吸収の徴候を示した。これらの事実から、個体の産卵調節に卵吸収という生理的メカニズムが深く関与していることが推測された。さらに卵吸収はアサミ葉の条件の劣悪化に反応してすみやかに起こると考えられた。

22) 野外個体群での卵巣の発育状態についてその季節変化を調べたところ、繁殖前期では全ての個体が正常な成熟卵巣を持っていたのに対し、食害が目立ち始める6月中旬以降になると、卵吸収個体の割合が急激に増加した。このことから、野外でも繁殖後期において卵吸収が実際に機能していることが明らかになった。

23) 繁殖末期まで生存し卵吸収をおこしたと考えられる繁殖成虫の内約半数が、もう一度越冬を行い、2度目の繁殖に参加していることがわかった。

24) 以上の事実から、食物資源であるアサミ葉の条件の劣悪化に反応しておこる卵吸収による産卵調節は、資源量に対する個体数制御に大きな役割を果たしている本種固有の産卵戦略であると考えられた。さらにこの産卵戦略の適応的意義について、繁殖個体のエネルギー分配という観点から説明を試みた。

成虫の移動分散活動と空間的にみた資源利用の様式

25) 同一株での成虫個体の平均滞在日数は、越冬成



虫で10日前後、新成虫で20-30日であり、調査間隔に比べはるかに長いものであった。

26) 個体あたり平均移動回数は繁殖成虫の方が新成虫に比べて多く、また1回あたり移動距離に関しても、やはり繁殖成虫の方が長い傾向がみられた。

27) 個体別の動きのデータを Inoue (1978) の回帰分析法を用いてさらに解析したところ次の結果が得られた。繁殖成虫は新成虫に比べて移動個体の割合が大きく、また動きの活発度も高かった。特に繁殖成虫の移動行動はスケールを異にする二つの動きによって構成されており、それぞれアサミパッチ内およびパッチ間移動に相当していた。さらに動きの活発度には調査地間である程度の変異が認められた。

28) 繁殖成虫の動きの活発度は、産卵活動が最も盛んになる5月下旬から6月上旬にかけて、明らかなピークを示した。つまり、繁殖成虫はパッチ状に分布しているアサミの株間を頻繁に移動しながら産卵活動を行っていることが明らかになった。

29) アサミの株ごとの卵塊数の分布はかなりのバラツキを示したが、株の大きさとそこに産まれた卵塊数との間には正の相関が認められ、単位資源量としての茎あたりに換算された産卵密度の株間変異は比較的小さかった。

30) この茎あたり産卵密度について株間の変異の季節変化をバリエーションを指標として調べたところ、繁殖成虫の株間移動が最も頻繁におこる5月下旬から

6月上旬にかけて、急激な低下がみられ、この間に産卵密度の安定化が大幅に進行したことを示した。

31) これらの事実から、繁殖成虫の株間移動もまた本種固有の産卵戦略の一つであり、これは資源量に対する産卵密度の安定化を達成することによって、資源の空間的な利用効率をより高めるのに大きく貢献していると考えられた。

以上の結果が示すように、本種の個体群動態を特徴づけている単位食物量あたり密度の著しい安定性、すなわち食物資源との個体群の動的平衡の維持は、食物資源としてのアサミ個体群の量的・質的变化への個体群の鋭敏な対応を可能にする固有の生活様式、特に成虫期の繁殖戦略にその基礎をおいている。この繁殖戦略は個体群レベルでは時間的・空間的に変動する食物資源の効率的かつ安定した利用を可能にしているが、個体レベルでもまた、変動する環境のもとでその繁殖成功度を高めようという適応的意義を持つものと推論された。

## 謝 辞

本研究の遂行と取りまとめの過程において終始暖かい御支援と多くの御批判、御教示を賜った京都大学農学部故巖俊一教授ならびに久野英二教授に厚くお礼を申し上げます。本種個体群について別の角度から研究されており、常日頃から議論の相手になって頂いた京都大学農学部沢田裕一氏に心から感謝する。金沢大学理学部中村浩二博士には、本研究の当初から終始変わらぬ御支援と御教示を頂いた。京都大学農学部中筋房夫講師には本論文の全般にわたって、また British Columbia 大学 W. G. Wellington 教授には第2章の内容に関してそれぞれ有益な御助言を頂いた。京都大学農学部井上民二博士には本研究の過程を通して種々の御教示と激励を。また高藤晃雄助教授、大崎直太氏をはじめとする京都大学農学部昆虫学研究室の皆様には有形、無形の御援助を頂いた。岩手大学農学部栗原守久助教授には卵吸収に関して多くの御教示を賜り、かつ卵巢標本のチェックをして頂いた。北海道大学理学部片倉晴雄博士、日野水仁、星川和夫、中野進の各氏、同農学部木村俊宏氏、信州大学農学部白井洋一氏、福井大学教育学部佐々治寛之博士、滋賀県立短期大学農業部新保友之博士、滋賀県農業試験場保積隆夫氏からは、Henosepilachna 属 テントウムシの全般にわたって種々の有益な御教示を頂いた。また、アサミ上の昆虫類および寄生蜂の

種名は、久留米大学医学部木元新作博士(ハムシ)、大東文化大学生物化学研究室酒井清六博士(ハサミムシ)、愛媛大学農学部立川哲三郎博士(寄生蜂)、農林水産省農業技術研究所土生祖申博士(ゴミムシ)、大阪府立自然史博物館日浦勇博士(カメムシ、その他全般)、追手門学院大学生物学研究室八木沼健夫博士(クモ)、東京農業大学農学部渡辺泰明博士(ハネカクシ)の諸氏に、同定して頂いた。京都大学農学部曾根晃一氏(現在:農林水産省林業試験場)には植生調査を手伝って頂き、また樹種の同定もお願いした。朽木村での野外調査に際しては、玉木京、故よね氏には宿舍の提供をはじめ多岐にわたって常に優しい心配りをして頂き大変お世話になった。これらの方々に心からお礼を申し上げる。また、原稿の清書をはじめとする直接的な協力は言うに及ばず、目に見えぬ気づかい、助力を惜まなかった妻、多喜子に心から感謝の意を表したい。最後に、本論文を、その名を一度も口にすることなく黄泉の国へ旅立った娘、美都に捧げる。

## 引用文献

- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954). *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Baltensweiler, W., Benz, G., Bovey, P. & Delucchi, V. (1977). Dynamics of larch bud moth populations. *Annual Review of Entomology*, 22, 79-100.
- Bell, W.J. & Bohm, M.K. (1975). Oosorption in insects. *Biological Review*, 50, 373-396.
- Benson, J.F. (1973). Population dynamics of cabbage root fly in Canada and England. *Journal of Applied Ecology*, 10, 437-446.
- Browne, R.A. (1982). The cost of reproduction in brine shrimp. *Ecology*, 63, 43-47.
- Calow, P. (1979). The cost of reproduction - A physiological approach. *Biological Review*, 54, 23-40.
- Calow, P. & Townsend, C.R. (1981). Energetics, ecology and evolution. *Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use* (Ed. by C.R.Townsend & P.Calow), pp. 3-19. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Clark, L.R. (1964). The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae). *Australian Journal of Zoology*, 12, 362-380.
- Dempster, J.P. (1971). The population ecology of the cinnabar moth, *Tyria jacobaeae* L. (Lepidoptera, Arctiidae). *Oecologia (Berl.)*, 7, 26-67.
- Dempster, J.P. (1982). The ecology of the cinnabar moth, *Tyria jacobaeae* L. (Lepidoptera: Arctiidae). *Advances in Ecological Research*, 12, 1-36.
- Dempster, J.P. & Pollard, E. (1981). Fluctuations in resource availability and insect populations. *Oecologia (Berl.)*, 50, 412-416.
- Den Boer, P.J. (1968). Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica (Leiden)*, 18, 165-194.
- Den Boer, P.J. (1979). The significance of dispersal power for the survival of species, with special reference to the carabid beetles in a cultivated countryside. *Fortschritte Zoologie*, 25 2/3, 79-94.
- Denno, R.F. & Dingle, H. (1981). Considerations for the development of a more general life history theory. *Insect Life History Patterns: Habitat and Geographic Variation* (Ed. by R.F.Denno & H.Dingle), pp. 1-6. Springer-Verlag, New York.
- Dingle, H. (1965). The relation between age and flight activity in the milkweed bug, *Oncopeltus*. *Journal of Experimental Biology*, 42, 269-283.
- Dingle, H. (1972). Migration strategies of insects. *Science*, 175, 1327-1335.
- Dingle, H. (1974). The experimental analysis of migration and life-history strategies in insects. *Experimental Analysis of Insect Behaviour* (Ed. by L.B.Browne), pp. 329-342. Springer-Verlag, New York.
- Dingle, H. (1978). Migration and diapause in tropical, temperate, and island milkweed bugs. *Evolution and Insect Migration and Diapause* (Ed. by H.Dingle), pp. 254-276. Springer-Verlag, New York.

- Dixon, A.F.G. (1976). Timing of egg hatch and viability of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoidis* (Schr.) at bud burst of sycamore, *Acer pseudoplatanus* L. *Journal of Animal Ecology*, 45, 593-603.
- Ehrlich, P.R. (1965). The population biology of the butterfly, *Euphydryas editha*. II. The structure of the Jasper Ridge Colony. *Evolution*, 19, 327-336.
- Feeny, P. (1976). Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry*, 10, 1-40.
- Fox, L.R. (1975). Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6, 87-109.
- Gilbert, N. (1980). Comparative dynamics of a single-host aphid. I. The evidence. *Journal of Animal Ecology*, 49, 351-369.
- Harcourt, D.G. (1971). Population dynamics of *Leptinotarsa decemlineata* (Say) in eastern Ontario: III. Major population processes. *Canadian Entomologist*, 103, 1049-1061.
- Hassell, M.P., Lawton, J.H. & May, R.M. (1976). Patterns of dynamical behaviour in single-species populations. *Journal of Animal Ecology*, 45, 471-486.
- Hinomizu, H. (1976). Phenology and dispersal of *Henosepilachna pustulosa* (Kono) at thistle stands near a potato field in Sapporo. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University (Series VI, Zoology)*, 20, 329-342.
- Horn, H.S. (1978). Optimal tactics of reproduction and life-history. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (Ed. by J.R. Krebs & N.B. Davies), pp. 411-429. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- 井上民二 (1979). 標式再捕法によって得られたデータにもとづく個体群への全加入数の推定法. 文部省科学研究費一般研究B. 害虫個体群の分布動態に関する数理的および実証的研究. 研究成果報告書.
- Inoue, T. (1978). A new regression method for analyzing animal movement patterns. *Researches on Population Ecology*, 20, 141-163.
- Iwao, S. (1971). Dynamics of numbers of a phytophagous lady-beetle, *Epilachna vigintioctomaculata*, living in patchily distributed habitats. *Dynamics of Populations* (Ed. by P.J. den Boer & G.R. Gradwell), pp. 232-242. *Proceedings of the Advanced Study Institute (Oosterbeek 1970)*. Pudoc, Wageningen.
- Iwao, S., Mizuta, K., Nakamura, H., Oda, T. & Sato, Y. (1963). Studies on a natural population of the large 28-spotted lady beetle, *Epilachna vigintioctomaculata* Motschulsky. I. Preliminary analysis of the overwintered adult population by means of marking-and-recapture method. *Japanese Journal of Ecology*, 13, 109-117.
- Jolly, G.M. (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration - stochastic model. *Biometrika*, 52, 225-247.
- Kareiva, P. (1982). Experimental and mathematical analysis of herbivore movement: Quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination. *Ecological Monographs*, 52, 261-282.
- Katakura, H. (1976). Phenology of two sympatric phytophagous ladybirds of *Henosepilachna vigintioctomaculata* complex in and near Sapporo, northern Japan (Coleoptera:

- Coccinellidae). *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University (Series VI, Zoology)*, 20, 313-328.
- Katakura, H. (1981). Classification and evolution of the phytophagous ladybirds belonging to *Henosepilachna vigintioctomaculata* complex (Coleoptera, Coccinellidae). *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University (Series VI, Zoology)*, 22, 301-378.
- Katakura, H. (1982). Long mating season and its bearing on the reproductive isolation in a pair of sympatric phytophagous ladybirds (Coleoptera, Coccinellidae). *Kontyu (Tokyo)*, 50, 599-603.
- 片倉晴雄・日野水仁・星川和夫・木村俊宏 (1977). オオニジュウヤホシテントウ群の食性研究. *生物教材*, 12, 61-92.
- Kimura, T. (1978). Studies on the population dynamics of the phytophagous lady bird beetle *Henosepilachna pustulosa* (Kono) on two species of host plants. Master's thesis, Hokkaido University.
- Klomp, H. (1966). The dynamics of a field population of the pine looper, *Bupalus piniarius* L. (Lep., Geom.). *Advances in Ecological Research*, 3, 207-305.
- Kraft, S.K. & Denno, R.F. (1982). Feeding responses of adapted and non-adapted insects to the defensive properties of *Baccharis halimifolia* L. (Compositae). *Oecologia (Berl.)*, 52, 156-163.
- Kuno, E. (1981). Dispersal and persistence of populations in unstable habitats: A theoretical note. *Oecologia (Berl.)*, 49, 123-126.
- Kuno, E. & Hokyo, N. (1970). Comparative analysis of the population dynamics of rice leafhoppers, *Nephotettix cincticeps* Uhler and *Nilaparvata lugens* Stal, with special reference to natural regulation of their numbers. *Researches on Population Ecology*, 12, 154-184.
- Kurihara, M. (1975). Anatomical and histological studies on the germinal vesicle in degenerating oocyte of starved females of the lady beetle, *Epilachna vigintioctomaculata* Motschulsky (Coleoptera, Coccinellidae). *Kontyu (Tokyo)*, 43, 91-105.
- Kurihara, M. (1981). Fine structural change of the follicular cells during oosorption in the starved lady beetle, *Epilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, with special reference to the demonstration of acid phosphatase. *Kontyu (Tokyo)*, 49, 65-80.
- Lack, D. (1954). *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D. (1966). *Population Studies of Birds*. Clarendon Press, Oxford.
- Lawrence, W.S. (1982). Sexual dimorphism in between and within patch movements of a monophagous insect: *Tetraopes* (Coleoptera: Cerambycidae). *Oecologia (Berl.)*, 53, 245-250.
- Levin, S.A. (1976). Population dynamic models in heterogeneous environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, 287-310.
- MacArthur, R.H. (1961). Population effects of natural selection. *American Naturalist*, 95, 195-199.

- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- McCauley, D.E., Ott, J.R., Stine, A. & McGrath, S. (1981). Limited dispersal and its effect on population structure in the milkweed beetle *Tetraopes tetraophthalmus*. *Oecologia (Berl.)*, 51, 145-150.
- McNeill, S. & Southwood, T.R.E. (1978). The role of nitrogen in the development of insect/plant relationships. *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution* (Ed. by J.B. Harborne), pp. 77-98. Academic Press, New York.
- Milne, A. (1957). The natural control of insect populations. *Canadian Entomologist*, 89, 193-213.
- Milne, A. (1962). On a theory of natural control of insect population. *Journal of Theoretical Biology*, 3, 19-50.
- Murphy, G.I. (1968). Pattern in life history and the environment. *American Naturalist*, 102, 391-403.
- 中村 浩二 (1976a). ニシウヤホシテントウの生態学的研究. I. 野外個体群の生命表と死亡過程の分析. *日本生態学会誌*, 26, 49-59.
- 中村 浩二 (1976b). ニシウヤホシテントウの生態学的研究. II. 閉鎖系における実験. *日本生態学会誌*, 26, 125-134.
- Nakamura, K. (1980). Spatio-temporal dynamics of a natural population of the phytophagous lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* Kono, in relation to habitat structure. Ph.D. thesis, Kyoto University.
- Nakamura, K. & Ohgushi, T. (1979). Studies on the population dynamics of a thistle-feeding lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* (Kono) in a cool temperate climax forest. I. The estimation of adult population parameters by the marking, release and recapture method. *Researches on Population Ecology*, 20, 297-314.
- Nakamura, K. & Ohgushi, T. (1981). Studies on the population dynamics of a thistle-feeding lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* (Kono) in a cool temperate climax forest. II. Life tables, key-factor analysis, and detection of regulatory mechanisms. *Researches on Population Ecology*, 23, 210-231.
- Nakamura, K. & Ohgushi, T. (in press). Studies on the population dynamics of a thistle-feeding lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* (Kono) in a cool temperate climax forest. III. The spatial dynamics and analysis of dispersal behaviour. *Researches on Population Ecology*.
- Nicholson, A.J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*, 2, 9-65.
- Nicholson, A.J. (1957). The self-adjustment of population change. *Cold Spring Harbor Symposia. Quantitative Biology*, 22, 153-173.
- Okubo, A. (1980). *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*. Springer-Verlag, New York.
- Orians, G.H. (1962). Natural selection and ecological theory. *American Naturalist*, 96, 257-263.
- Pajunen, V.I. & Jansson, A. (1969). Dispersal of the rock pool corixids *Arctocoris carinata* (Sahlb.) and *Callicorixa producta* (Reut.) (Heteroptera, Corixidae). *Annals Zoologici Fennici*, 6, 391-427.



- Parry, G.D. (1981). The meaning of r- and K-selection. *Oecologia (Berl.)*, 48, 260-264.
- Pianka, E.R. (1970). On r- and K-selection. *American Naturalist*, 104, 592-597.
- Podoler, H. & Rogers, D. (1975). A new method for the identification of key factors from life-table data. *Journal of Animal Ecology*, 44, 85-114.
- Polis, G.A. (1981). The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 225-251.
- Randall, M.G.M. (1982). The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in northern England. *Journal of Animal Ecology*, 51, 993-1016.
- Reddingius, J. & den Boer, P.J. (1970). Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. *Oecologia (Berl.)*, 5, 240-284.
- Richards, O.W. (1961). The theoretical and practical study of natural insect populations. *Annual Review of Entomology*, 6, 147-162.
- Roff, D.A. (1974a). Spatial heterogeneity and the persistence of populations. *Oecologia (Berl.)*, 15, 245-258.
- Roff, D.A. (1974b). The analysis of a population model demonstrating the importance of dispersal in a heterogeneous environment. *Oecologia (Berl.)*, 15, 259-275.
- Royama, T. (1977). Population persistence and density dependence. *Ecological Monographs*, 47, 1-35.
- Royama, T. (1981). Fundamental concepts and methodology for the analysis of animal population dynamics, with particular reference to univoltine species. *Ecological Monographs*, 51, 473-493.
- Schaffer, W.M. (1974). Selection for optimal life histories: The effects of age structure. *Ecology*, 55, 291-303.
- Seber, G.A.F. (1973). *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. Griffin, London.
- 白井洋一 (1980). コアオニシウヤホシントウの個体群生態学的研究. 信州大学農学部修士論文.
- Snell, T.W. & King, C.E. (1977). Lifespan and fecundity patterns in rotifers: The cost of reproduction. *Evolution*, 31, 882-890.
- Solbreck, C. (1978). Migration, diapause, and direct development as alternative life histories in a seed bug, *Neacoryphus bicrucis*. *Evolution of Insect Migration and Diapause* (Ed. by H.Dingle), pp. 195-217. Springer-Verlag, New York.
- Solomon, M.E. (1957). Dynamics of insect populations. *Annual Review of Entomology*, 2, 121-142.
- Solomon, M.E. (1964). Analysis of processes involved in the natural control of insects. *Advances in Ecological Research*, 2, 1-58.
- Southwood, T.R.E. (1962). Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biological Review*, 37, 171-214.
- Southwood, T.R.E. (1975). The dynamics of insect populations. *Insects, Science and Society* (Ed. by D.Pimentel), pp. 151-199. Academic Press, New York.

- Southwood, T.R.E. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46, 337-365.
- Southwood, T.R.E. & Jepson, W.F. (1962). Studies on the population of *Oscinella frit* L. (Dipt.: Chloropidae) in the oat crop. *Journal of Animal Ecology*, 31, 481-495.
- Southwood, T.R.E., May, R.M., Hassell, M.P. & Conway, G.R. (1974). Ecological strategies and population parameters. *American Naturalist*, 108, 791-804.
- Stearns, S.C. (1976). Life-history tactics: A review of the ideas. *Quarterly Review of Biology*, 51, 3-47.
- Stearns, S.C. (1977). The evolution of life history traits: A critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8, 145-171.
- Tallamy, D.W. & Denno, R.F. (1982). Life history trade-offs in *Gargaphia solani* (Hemiptera: Tingidae): The cost of reproduction. *Ecology*, 63, 616-620.
- Thompson, W.R. (1956). The fundamental theory of natural and biological control. *Annual Review of Entomology*, 1, 379-402.
- Tinkle, D.W. (1969). The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life history of lizards. *American Naturalist*, 103, 501-516.
- 内田俊郎(1967). 動物個体群の変動について. 日本生態学会誌, 17, 171-173.
- Varley, G.C. & Gradwell, G.R. (1968). Population models for the winter moth. *Insect Abundance* (Ed. by T.R.E. Southwood), pp. 132-142. *Royal Entomological Society Symposium 4*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Varley, G.C., Gradwell, G.R. & Hassell, M.P. (1973). *Insect Population Ecology: An Analytical Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Watt, K.E.F. (1963). Mathematical population models for five agricultural crop pests. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 32, 83-91.
- Way, M.J. & Cammell, M.E. (1971). Self regulation in aphid populations. *Dynamics of Populations* (Ed. by P.J. den Boer & G.R. Gradwell), pp. 232-242. *Proceedings of the Advanced Study Institute (Oosterbeek 1970)*. Pudoc, Wageningen.
- White, T.C.R. (1974). A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. *Oecologia (Berl.)*, 16, 279-301.
- White, T.C.R. (1978). The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia (Berl.)*, 33, 71-86.
- Whittaker, J.B. (1971). Population changes in *Neophilaenus lineatus* L. (Homoptera: Cercopidae) in different parts of its range. *Journal of Animal Ecology*, 40, 425-443.
- Wilbur, H.M., Tinkle, D.W. & Collins, J.P. (1974). Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. *American Naturalist*, 108, 805-817.
- Williams, G.C. (1966). Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist*, 100, 687-690.
- Wolda, H. (1978). Fluctuations in abundance of tropical insects. *American Naturalist*, 112, 1017-1045.